ZOOLOGY LIBRARY
UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 03779445 0

410

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ET

BIOLOGIE ANIMALE

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
University of Ottawa

http://www.archive.org/details/s11annalesdesscie06miln

P
Biol
A

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

Ser. 11

ZOOLOGIE

ET BIOLOGIE ANIMALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

P. GRASSÉ et J. MILLOT

TOME VI

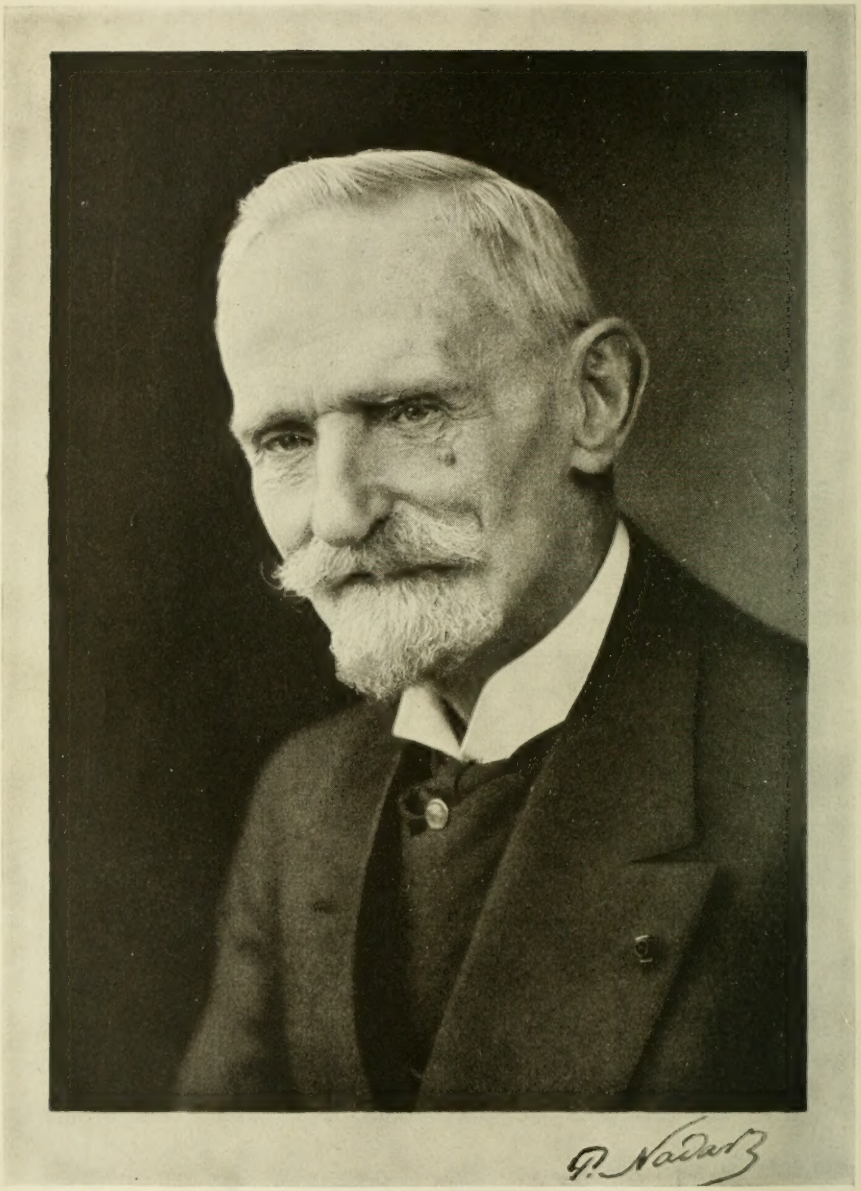
480152
19.10.48

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1944

4
10.8
A

GH
3
A62
ser. 11
t. 6-8



EUGÈNE-LOUIS BOUVIER

1856-1944

EUGÈNE - LOUIS BOUVIER
1856 - 1944

Par Louis FAGE

Avec E.-L. Bouvier a disparu un des zoologistes qui ont le plus noblement illustré la science française : par son œuvre personnelle d'abord, d'une variété et d'une qualité exceptionnelles, et qui s'étend sur près d'un demi-siècle sans qu'un instant son ardeur au travail se soit ralentie ; par l'enthousiasme avec lequel il conduisait toutes ses recherches, enthousiasme qui ne le quittait jamais et qu'il savait communiquer autour de lui ; par l'accueil bienveillant qu'il réservait à tous dans son laboratoire, dont il avait ouvert largement les portes ; enfin, par la simplicité et la droiture d'une vie, modèle de désintéressement et d'énergie. Directeur des *Annales des Sciences naturelles*, où il avait succédé comme tel à son maître Edmond Perrier, il convient d'évoquer ici — ne fût-ce que brièvement — sa belle figure et de rappeler les traits les plus marquants de son œuvre.

Né le 9 avril 1856, à Saint-Laurent-Grandvaux, dans le Jura, L. Bouvier, d'origine modeste, devait suivre les trois ordres d'enseignement avant d'atteindre les situations les plus élevées où nous l'avons connu. Au sortir de l'École normale primaire de Lons-le-Saunier, il devient (1875) instituteur à Clairvaux (Jura), puis (1878) maître-adjoint à l'École normale primaire de Versailles et (1881) professeur à l'École normale de Villefranche (Rhône). Mais, durant son passage à l'École normale supérieure de Saint-Cloud (1881), il avait été remarqué par Edmond Perrier, qui y enseignait alors

les sciences naturelles et qui, l'année suivante, le fit entrer au Muséum en qualité de boursier. C'est alors qu'en l'espace de cinq ans à peine, de 1883-1887, il devint successivement licencié ès sciences naturelles, licencié ès sciences physiques, agrégé et docteur ès sciences naturelles. Deux ans après, en 1889, à la suite d'un brillant concours, il entrait comme professeur à l'École supérieure de pharmacie de Paris ; il avait trente-trois ans.

Cette ascension rapide, uniquement due à un effort persévérant et à une énergie au travail peu commune, devait se poursuivre par sa nomination en 1895 à la chaire d'Entomologie du Muséum, où il succédait à Émile Blanchard, et qu'il devait occuper jusqu'à sa retraite, pendant trente-six ans. En 1902, il devenait membre de l'Académie des Sciences, succédant à H. Filhol, son collègue du Muséum. Au moment de sa mort, survenue à Maisons-Laffitte le 14 janvier 1944, il en était le doyen d'élection.

Quand, environ 1885, Bouvier commençait des recherches originales, les théories de l'évolution étaient enseignées avec éclat par Edmond Perrier, qu'il avait eu pour maître à l'École normale supérieure de Saint-Cloud. Cet enseignement avait laissé une empreinte profonde sur le jeune élève, qui, après avoir montré une certaine réserve vis-à-vis des conceptions transformistes, devint en présence des faits que lui révélèrent ses premiers travaux un évolutionniste convaincu ; son œuvre en reste tout entière orientée vers la recherche des affinités des animaux, s'efforçant à faire la part, dans les différents groupes qu'il étudie, des caractères adaptatifs — nous dirions néogénétiques — et des caractères hérités d'un lointain passé, seuls susceptibles d'éclairer les origines.

Dans cette recherche délicate, Bouvier employa les deux méthodes qui s'offraient à lui : l'anatomie et la morphologie comparées. Débutant par des travaux sur les Mollusques, c'est l'anatomie comparée qui fut d'abord son guide. Dans sa thèse, parue en 1887, sous le titre *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*, il montra l'homogénéité de cet ordre que H. von Ihering

avait méconnue ; il en précisa les relations avec les Opisthobranches, dont l'orthoneurie ne lui paraît pas primitive, mais résulterait seulement d'une détorsion secondaire du système nerveux. D'ailleurs, Opisthobranches et Pulmonés se rattachent aux Prosobranches par l'intermédiaire de certaines formes carbonifères, dont les espèces du genre *Actæon* sont aujourd'hui dans nos mers les derniers représentants.

Cet important mémoire, suivi bientôt de plusieurs autres sur les Ampullaires (1888), sur l'asymétrie des Mollusques univalves (1892) et dont les conclusions sont devenues classiques, révélait des qualités remarquables d'anatomiste, une technique parfaite s'alliant à une critique sévère des résultats.

Ces belles qualités d'anatomiste, Bouvier eut encore l'occasion d'en faire la preuve, notamment dans ses études sur les Cétacés (1889) et sur les Péripates (1907). Il consacra de longues années de recherches à élucider les affinités incertaines de ces derniers et, dans une monographie magistrale, décrivit toutes les espèces alors connues, discutant leurs relations réciproques.

Mollusques, Vertébrés, Péripates, leurs affinités ne peuvent être dévoilées que par une étude anatomique approfondie. Il en est autrement dans d'autres groupes et, en particulier, pour les Arthropodes. Chez les Crustacés, ce sont les organes externes qui portent la trace la plus visible des modifications héréditaires ou adaptatives. Grâce à la multiplicité de leurs appendices, à la forme invariable de leurs téguments, ces animaux, emprisonnés dans une carapace rigide, sont, comme le dit Bouvier, «tout en dehors». La morphologie externe permet donc de préciser leurs enchaînements.

Dans ce groupe, Bouvier trouve en Milne-Edwards un maître, parfait systématicien et morphologiste, qui lui offre une collaboration que seule la mort du savant directeur du Muséum vint interrompre. Des premiers temps de cette collaboration date la série de mémoires que Bouvier consacra aux Crustacés et qu'il poursuivit, avec la même ardeur, pendant près de cinquante-cinq ans.

Quelques incursions dans le domaine de l'anatomie com-

parée lui avaient montré les modifications du système circulatoire dans les différents ordres de Décapodes et lui avaient permis d'établir la curieuse origine du « poumon » des Cénobites, ainsi que les lois de la condensation du système nerveux qui accompagne le passage de la forme macroure à la forme brachyoure (1889-1890). Mais d'autres recherches le sollicitaient qui devaient aboutir à fixer les relations de ces ordres entre eux.

C'est aux Pagures, aux Bernard-l'Ermite qu'il s'en prend d'abord, et ses travaux jettent un jour tout nouveau sur l'origine et l'évolution du groupe entier des Anomoures, Galathéidés et Paguridés (1894). A ces derniers, il incorpore les *Lithodes* et les *Lomis*, qui sont des Pagures libres ayant évolué vers la forme Crabe (1895). Quant aux caractères adaptatifs, dont les Bernard-l'Ermite offrent de si curieux exemples, ils sont décrits dans un travail qui demeure fondamental et sert de base aussi bien aux adversaires qu'aux partisans de l'adaptation.

Dans une suite de mémoires aussi pénétrants, Bouvier entreprit alors de fixer l'origine et l'évolution des Crabes. S'adressant, parmi les Dromiidés, famille la plus primitive, aux Homolodromies, qui en sont les formes les moins évoluées, il démontre (1896) que les Crabes descendent des Homariens par leur intermédiaire. Bien plus, il découvre parmi les fossiles de la période jurassique une forme de passage, *Protocarcinus longipes*, qui date de cette période le début de cette évolution.

Ce problème ne cessa de le préoccuper, mais, pris par d'autres recherches dont nous allons dire quelques mots, c'est seulement dans son dernier travail, paru en 1942, dans les *Mémoires de l'Académie des Sciences*, qu'il montra qu'à la base des Brachyoures devaient être placés les Crabes de la tribu des *Corystoidea*, dont il donne une description morphologique détaillée.

Entre temps, Bouvier s'était spécialement intéressé à certaines Crevettes d'eau douce, les Atyidés, dont l'évolution singulière lui semblait procéder par mutations brusques, quelques espèces étant susceptibles de donner naissance à des

formes si différentes d'aspect qu'il les fallait classer dans des genres distincts. L'importante monographie qu'il consacra à cette famille (1925), sans résoudre entièrement le problème de la nature et de l'origine de ces mutations, attira l'attention du monde savant sur un phénomène curieux et fournit des données précises à de futures recherches expérimentales.

De tels travaux, qui touchent aux questions les plus générales et qui ne tendent à rien de moins qu'à une classification naturelle des Crustacés supérieurs, constituent une synthèse qui, on le comprend, n'a pu aboutir au résultat que nous constatons que par ce qu'elle avait pour base un laborieux travail d'analyse, qui fut, on peut le dire, la besogne quotidienne de Bouvier. C'est en classant les collections dont il avait la charge au Muséum, c'est en étudiant les matériaux rapportés par les grandes Expéditions, de toutes les régions du monde, que se posèrent peu à peu devant lui les grands problèmes de l'évolution des Crustacés et qu'il trouva la possibilité d'y apporter quelques solutions.

La même méthode, qui donne des bases si solides à ses conclusions, lui permit d'écrire l'œuvre d'ensemble la plus suggestive et la plus originale qui ait été publiée sur les Pycnogonides. Ces êtres si singuliers par leur morphologie, si énigmatiques dans leurs affinités, étaient bien faits pour retenir l'attention de Bouvier, comme le fit toujours la rencontre de problèmes difficiles. C'est à propos des récoltes importantes faites dans les mers antarctiques par le *Français* et le *Pourquoi-pas ?* qu'il donna (1913) une vue d'ensemble sur l'évolution de ce groupe et en proposa une classification naturelle qui fut immédiatement adoptée.

La majorité de ces travaux furent entrepris et achevés alors que la chaire d'Entomologie du Muséum, dont Bouvier était titulaire, comprenait tous les Arthropodes. Quand cette chaire fut démembrée (1917), les Insectes seuls lui restèrent et les Crustacés, les Pycnogonides, les Péripates, c'est-à-dire ses objets d'études favorits, furent incorporés à la nouvelle chaire, dont Ch. Gravier devenait le titulaire.

Si, jusque-là, sa contribution personnelle à l'étude des Insectes avait été relativement peu importante, bien qu'il eût déjà à son actif d'intéressantes recherches sur l'éthologie des *Bembex* et des Philanthes (1901), il s'était montré, dans ce domaine, un chef de laboratoire remarquable. Il avait su grouper autour de lui des entomologistes de premier ordre, qui, sous sa direction, mettaient en œuvre les incomparables collections dont il avait la charge. Les jeunes travailleurs étaient certains de trouver auprès de lui l'accueil le plus bienveillant et les encouragements les plus efficaces. Aussi son laboratoire était-il devenu un centre d'étude extrêmement actif, où se rencontraient avec les Parisiens les collectionneurs de province et de l'étranger de passage à Paris; aussi les dons et legs affluaient-ils à son service. Lui-même avait d'ailleurs consacré beaucoup de patience et de labeur à constituer une galerie d'Entomologie appliquée, qui était un modèle d'exposition. Ses cours sur les Insectes, extrêmement vivants, donnèrent lieu à plusieurs ouvrages, où se reflètent son enthousiasme et ses vues originales : *La vie psychique des Insectes; Habitudes et métamorphoses des Insectes; Le communisme chez les Insectes.*

Puis, avec un zèle de néophyte, il entreprit une suite de recherches sur les Lépidoptères Saturnides, qui nous valurent, de 1931 à 1938, six mémoires successifs constituant une revision complète de ces beaux Papillons. Ceux-ci lui fournirent un nouvel exemple de ces « mutations évolutives » qu'il avait découvertes chez les Crustacés de la famille des Atyidés, mutations irréversibles qui s'effectuent dans la voie même suivie par l'évolution du groupe.

Atteint par la limite d'âge, libre de toute obligation professionnelle, c'est à ses premières amours, je veux dire aux Crustacés, qu'il revint. Les années n'avaient en rien diminué son enthousiasme, pas plus qu'elles n'avaient courbé sa haute stature, et, dans mon laboratoire où j'eus l'honneur de l'accueillir, il nous étonnait par son ardeur au travail, par ses projets d'avenir. C'est là qu'il mit au point et publia « en pleine allégresse » le volume sur les Crustacés décapodes mar-

cheurs de la *Faune de France* (1940), 37e volume d'une publication dont il fut le promoteur et à laquelle il avait déjà donné un volume sur les Pycnogonides ; c'est là qu'il acheva, à l'âge de quatre-vingt-six ans, ses études sur l'évolution des Crabes par ce mémoire sur les Corystéidés, qui reste un peu comme son testament scientifique.

La vie n'avait pas été douce pour ce grand laborieux. Sans doute, les honneurs étaient venus au cours de sa longue carrière : professeur au Muséum à quarante ans à peine ; élu six ans après (1902) à l'Académie des Sciences, qu'il présidait en 1925 ; commandeur de la Légion d'honneur. Mais que de deuils vinrent le frapper dans ses affections les plus chères ! Témoin, par trois fois, de l'invasion de notre sol par ceux qu'il s'obstinait à appeler les Prussiens, rien, semble-t-il, ne l'attachait plus ici-bas. Catholique fervent, ses pensées se tournaient vers ses chers disparus, qu'il espérait retrouver dans un monde meilleur. A la fin d'une longue vie, tout entière consacrée à la science, il est parti laissant au cœur de tous ceux qui l'ont connu les regrets profonds pour le savant, pour l'homme, dont la droiture physique était comme le symbole de la droiture morale.

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS DE E.-L.-BOUVIER.

1885

1. Note sur le système nerveux du *Buccinum undatum* (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. IX, p. 71).
2. Sur le système nerveux des Buccinidés et des Purpuridés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. C, p. 1509-1512).
3. Note sur le système nerveux des Toxiglosses et considérations générales sur le système nerveux des Prosobranches (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. X p. 44-56).

1886

4. Sur le système nerveux des Turbonidés et des Néritidés (*Ibid.*, p. 61).
5. Le système nerveux et certains traits d'organisation des Néritidés et des Hélicinidés (*Ibid.*, p. 93-97).
6. Observations relatives au système nerveux et à certains traits d'organisation des Gastéropodes scutibranches (*C. R. Acad. des Sciences*, t. II, p. 1177-1180).

7. Observation sur l'anatomie du Xénophore et de la Calyptrée (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. X, p. 121-123).
8. Observations anatomiques relatives aux Janthines et aux Solaridés (*Ibid.*, p. 151-156).
9. Système nerveux et morphologie des Cyclobranches (*Ibid.*, t. XI, p. 34-35).
10. Sur le système nerveux des Prosobranches sénestres (*Ibid.*, p. 45-48).
11. Observations sur le genre *Ceratoptilus* de la famille des Cérithidés (*Ibid.*, p. 35-39).
12. Contribution à l'étude des Prosobranches pténoglosses (*Bull. de la Soc. malacol. de France*, p. 77-130, pl. 3-5).
13. Résumé d'observations faites sur le système nerveux des Prosobranches et formation du système nerveux typique des Cténobranches (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XI, p. 42-45).
14. Sur la morphologie de l'Ampullaire (*Ibid.*, p. 92-93).
15. Sur l'origine et la formation du système nerveux typique des Gastéropodes cténobranches (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CIII, p. 938-939).
16. La loi des connexions appliquée à la morphologie des Mollusques et particulièrement de l'Ampullaire (*Ibid.*, p. 162-165).

1887

17. Sur l'organisation des Volutes comparée à celle des Toxiglosses (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XI, p. 102-107).
18. Sur le système nerveux et les deux cordons ganglionnaires pédieux et scalariformes des Cyprées (*Ibid.*, p. 127-129).
19. Observations sur le système nerveux des Prosobranches ténioglosses (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CIV, p. 447-448).
20. Sur la torsion et la symétrie primitive des Gastéropodes (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XI, p. 129-130).
21. Sur l'organisation des Gastéropodes sénestres (*Le Naturaliste*, 9e année, p. 18-20).
22. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. III, p 1-510 et 19 planches).
23. Sur la glande à venin des Toxiglosses (*Le Naturaliste*, 9e année, p. 168-711).
24. Sur l'anatomie de l'Ampullaire (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XII, p. 5-7).

1888

25. Sur l'anatomie et les affinités zoologiques des Ampullaires (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CVI, p. 370-373).
26. Étude sur l'organisation des Ampullaires (*Centenaire de la Soc. philomath. de Paris*, p. 64-85. pl. 9).
27. Sur les glandes salivaires annexes des Muricidés (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XII, p. 116-118).
28. Sur le siphon œsophagien du Marginelles (*Ibid.*, sér. 7, t. I, p. 13).
29. Observations anatomiques et systématiques sur quelques familles de Prosobranches sténoglosses (*Bull. de la Soc. malac. de France*, p. 251-286, pl. 5 et 6).
30. Sur la circulation de l'Écrevisse [*C. R. Soc. Biologie*, sér. 8, t. V, p. 156-159 (Note reproduite avec une planche dans le *Bulletin scientifique du Nord de la France et de la Belgique*, sér. 3, t. I, p. 269, pl. 19)].
31. Sur l'appareil circulatoire du *Portunus puber* (*Bull. Soc. philomath. de Paris*, sér. 7 t. XII, p. 53-56).

32. Sur l'appareil circulatoire de la Langouste et du Tourteau (*Ibid.*, p. 60-62).

33. Sur l'appareil circulatoire des *Maïa, Grapsus, Stenorhynchus, Pagurus*, etc. (*Ibid.* p. 62-73).

34. Sur le système nerveux des Crustacés décapodes (*Bull. Soc. philomath. de Paris*, sér. 7, t. XII, p. 111-115).

1889

35. Le système nerveux des Crustacés décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. VII, p. 73-106, pl. VII).

36. Observations préliminaires sur l'organisation de la *Dromia vulgaris* (*Bull. Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 28-30).

37. Sur l'organisation de la *Gebia deltura* (*Ibid.*, sér. 8, t. II, p. 46).

38. Sur deux sinus veineux situés dans le foie du *Delphinus delphis* (*Bull. Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. I, p. 60-63, avec une figure dans le texte).

39. Observations anatomiques sur les Cétacés (*Congrès intern. Zool. de Paris*, p. 302, 304).

40. Les Cétacés souffleurs (un volume in-4, de 220 pages, avec 9 figures originales dans le texte).

1890

41. Observations complémentaires sur l'organisation de la *Dromia vulgaris* (*Bull. Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 44-45).

42. Observations préliminaires sur l'anatomie des Galathées (*Ibid.*, p. 56).

43. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Observations générales sur les Paguriens recueillis dans les Antilles et dans le golfe du Mexique par le *Blake* et le *Hassler*, sous la direction de M. Alexandre Agassiz (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 102-110).

44. Note sur l'*Eupagurus anachoretus* (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 120-122).

45. Sur un cercle circulatoire annexe chez les Crustacés décapodes (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 135-136).

46. Revision des Cénobites du Muséum (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. II, p. 143-150, et t. III, p. 21).

47. Variations progressives de l'appareil circulatoire artériel chez les Crustacés anomoures (*Ibid.*, p. 179-182).

48. Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Paguriens terrestres du genre Cénobite (*Ibid.*, p. 194-197).

49. Sur le cercle circulatoire de la carapace chez les Crustacés décapodes (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CX, p. 1211-1213).

50 Sur la circulation pulmonaire des Crabes terrestres du genre *Cardisoma* (*C. R. Soc. biol.*, sér. 9, t. II, p. 379-381.)

51. (En collaboration avec P. Fischer.) Sur l'organisation des Gastropodes prosobranches sénestres (*Neptunus contrarius* Sow.) (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CX, p. 412-414).

52. Sur le système nerveux des Cyprées (*Zool. Anzeiger*, n° 352, p. 717-720).

1891

53. Observations complémentaires sur le système nerveux et les affinités zoologiques des Cyprées (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XII, p. 15-36, pl. II).

54. Recherches anatomiques sur les Gastéropodes provenant des campagnes du yacht l'*Hirondelle*. Première note : Rapports de l'appareil circulatoire artériel avec le système nerveux (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XVI, p. 53-56).

55. (En collaboration avec P. Fischer.) Sur le mécanisme de la respiration chez les Ampullaridés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXI, p. 200-203).

56. La respiration des Ampullaridés (*Le Naturaliste*, sér. 2, n° 103, p. 143-147, avec figures dans le texte).

57. Observations sur l'anatomie du système nerveux de la Limule polyphème (*Limulus polyphemus* Latr.) (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. III, p. 187-188, avec trois figures dans le texte).

58. Recherches anatomiques sur le système artériel des Crustacés décapodes (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XI, p. 197-282, pl. VIII-XI).

59. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Sur les Paguriens du genre *Cancellus* H. Milne-Edwards (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. III, p. 66-70).

60. Sur les branchies des Paguriens (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XI, p. 400).

61. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Sur les modifications que présentent les Pagures suivant le sens de l'enroulement de la coquille qu'ils habitent (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. III, p. 151-153, 1891).

62. Étude de quelques Paguriens recueillis par M. Jules de Guerne sur les côtes de France et de Norvège (*Mém. Soc. Zool. de France*, t. IV, p. 393-407).

63. (En collaboration avec M. Chevreux.) Voyage de la goélette *Melita* aux Canaries et au Sénégal. Notes préliminaires sur les Paguriens (*Bull. de la Soc. Zool. de France*, t. XVI, p. 252-256).

64. Quelques caractères anatomiques de l'*Hyperoodon rostratus* (*C. R. Acad. des Sciences* t. CXIII, p. 563-565).

1892

65. Observations anatomiques sur l'*Hyperoodon rostratus* Lilljeborg (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XIII, p. 259-320, pl. VII et VIII).

66. Sur un échouement d'Hypéroodon à l'entrée de la baie de Carentan (*C. R. Soc. de Biologie*, sér. 9, t. IV, p. 835-838).

67. Plexus formés par les artères intercostales du *Phoca vitulina* (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. IV, p. 81-84).

68. (En collaboration avec M. Chevreux.) *Perrierella crassipes*, espèce et genre nouveaux d'Amphipodes des côtes de France (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XVII, p. 54-65, avec une figure dans le texte).

69. (En collaboration avec M. Chevreux.) Voyage de la goélette *Melita* aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890. Paguriens (*Mém. Soc. Zool. de France*, t. V, p. 83-144, pl. 2-4).

70. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Observations préliminaires sur les Paguriens recueillis par les expéditions françaises du *Travailleur* et du *Talisman* (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XIII, p. 185-226).

71. Étude sur les Paguriens recueillis par le Dr Jousseaume sur les côtes de la mer Rouge (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. IV, p. 30-35).

72. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Note sur un Pagure des grandes profondeurs de la mer (*Parapagurus pilosimanus*) (*Congrès intern. Zoologie de Moscou*, 1re partie, p. 1-15).

73. Les Glaucothoés sont-elles des larves de Pagures ? (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XII, p. 65-82).

74. Sur le développement embryonnaire des Galathéidés du genre *Dyptichus* (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXIV, p. 767-770).

75. Observations sur les mœurs des Pagures faites au laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue pendant le mois d'août 1891 (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. IV, p. 5-9).

76. Sur la graisse du foie des Crustacés décapodes (*Ibid.*, t. III, p. 170-174).

77. Le système nerveux des Néritidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXIV, p. 1281-1283).

78. Sur l'organisation des Amphiboles (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. IV, p. 146-153).

79. (En collaboration avec P. Fischer.) Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves (*Journ. de Conchyliologie*, t. XXXII, p. 117-207, pl. I-III).

80. (En collaboration avec P. Fischer.) Sur l'enroulement des Mollusques univalves (*Ibid.*, p. 234-243).

81. Quelques observations anatomiques sur les Mollusques gastéropodes (*C. R. Soc. de Biologie*, sér. 9, t. IV, p. 987-992).

82. Observations sur les Gastéropodes opisthobranches de la famille des Actéonidés (*C. R. de la Soc. philomath. de Paris*, 24 déc. 1892, p. 2).

1893

83. Sur la distorsion des Gastéropodes hermaphrodites (*C. R. de la Soc. philomath. de Paris*, 14 janvier 1893, p. 1-3).

84. Observations nouvelles sur les affinités des divers groupes de Gastéropodes (campagnes du yacht l'*Hirondelle*) (*C. R. Acad. des Sciences*, t: CXVI, p. 411-413).

85. Observations sur les Gastéropodes opisthobranches de la famille des Actéonidés (campagnes de l'*Hirondelle*, 3e note) (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. V, p. 64-71 et 2 figures dans le texte).

86. Sur l'organisation des Actéons (campagnes de l'*Hirondelle*, 4e note) (*C. R. Soc. de Biologie*, sér. 9, t. V, p. 25-30).

87. (En collaboration avec M. Chevreux.) Les Amphipodes de Saint-Vaast-la-Hougue (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XV, p. 109-144, pl. II).

88. Paguriens recueillis par M. Diguet sur le littoral de la Basse-Californie (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. V, p. 18-25, avec 4 figures dans le texte).

89. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Description des Crustacés de la famille des Paguriens recueillis pendant l'Expédition du *Blake* (*Memoirs of the Museum of comparative Zoology*, vol. XIV, n° 3, in-4 de 172 pages, avec 12 planches).

90. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Sur une espèce nouvelle du genre *Deckenia* (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XV, p. 325-336).

91. (En collaboration avec M. Delacroix.) Un Entomophage parasite des Vers à soie européens (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXVII, p. 245-247).

92. (En collaboration avec M. Delacroix.) Note sur un Entomophage parasite des Vers à soie européens (*C. R. de la Soc. philomath. de Paris*, 22 juillet 1893, p. 2-4).

93. (En collaboration avec M. Delacroix). Nouvelle note sur un Insecte entomophage parasite des Vers à soie européens (*Ibid.*, 28 octobre 1893, p. 3-5).

94. La Chlorophylle animale et les phénomènes de symbiose entre les Algues vertes unicellulaires et les animaux (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. V, p. 71-150).

95. Henri Viallanes : sa vie, ses travaux (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XV, 46 pages).

1894

96. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Les Galathéidés des mers de France (*Mém. Soc. Zool. de France*, t. VII, p. 201-210).

97. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Modifications adaptatives des yeux et des antennules chez les Galathéidés (*C. R. Soc. de Biologie*, sér. 10, t. I, p. 231-232).

98. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Considérations générales sur la famille des Galathéidés (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XVI, p. 191-325, avec 35 figures dans le texte).

99. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) *Neolithodes*, genre nouveau de la sous-famille de Lithodinés (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XIX, p. 120-122 et 2 figures dans le texte).

100. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Crustacés décapodes provenant des campagnes du yacht l'*Hirondelle*. 1re partie : Brachyures et Anomoures (un volume in-4 de 112 pages et 11 planches).

101. Sur la mue des Lithodes (*C. R. Soc. de Biol.*, sér. 10, t. I, p. 503-505).

102. Sur la signification des *Hapalogaster* dans l'évolution des Lithodinés (*C. R. de la Soc. philomath. de Paris*, 1894, n° 18, p. 1-5).

103. Sur la transformation des Paguriens en Crabes anomoures de la sous-famille des Lithodinés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXIX, p. 350-352).

104. Sur les caractères et l'évolution des Lomisinés, nouveau groupe de Crustacés anomoures (*Ibid.*, t. CXVIII, p. 1353-1355).

105. Sur l'origine homarienne des Crabes (Brachyures) (*C. R. Acad. de Sciences*, t. CXIX, p. 656-658).

106. Sur l'appareil branchial d'un Crabe du groupe des Dromiens, la *Dynomene Filhol* (*C. R. de la Soc. philomath. de Paris*, 1894, n° 2, p. 6).

107. Recherches sur les Dromiacés vivants et fossiles (*Ibid.*, n° 3, p. 9).

108. Un nouveau cas de commensalisme : association de Vers du genre Aspidosiphon avec des Polypes madréporaires et un Mollusque bivalve (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXIX, p. 96-98).

1895

109. Le commensalisme chez certains Polypes madréporaires (*Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 7, t. XX, p. 1-32, pl. I).

110. Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés (*Ann. Sc, nat., Zool.*, sér. 7, t. XVIII, p. 157-213, pl. XI-XIII, 1894-1895).

111. Sur une collection de Crustacés décapodes recueillis en Basse-Californie par M. Diguet (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 6-8).

112. Sur la distribution géographique des Crustacés de la sous-famille des Lithodinés (*Ibid.*, p. 70-72).

113. Sur les Palémons recueillis dans les eaux douces de la Basse-Californie par M. Diguet (*Ibid.*, p. 159-162).

114. Sur une maladie des Langoustes (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXX, p. 509-512).

115. Sur les collections entomologiques de Jules et Gustave Fallou (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 301-302).

1896

116. Sur l'origine homarienne des Crabes ; étude comparative des Dromaciés vivants et fossiles (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. VIII, p. 34-77, avec 43 figures dans le texte).

117. Sur la classification des Lithodinés et sur leur distribution dans les Océans (*Ann Sc. nat., Zool.*, sér. 8, t. I, p. 1-46).

118. Sur un Pagurien nouveau, l'*Eupagurus Chevreuxi*, de la Méditerranée (*Bull. Muséum Hist. nat.*, p. 95-100).

119. Les Paguridés des mers d'Europe. Tableaux dichotomiques des genres et des espèces (*Feuille des jeunes naturalistes*, t. XXII, p. 125-128, 149-155, avec 50 figures dans le texte).

120. Sur la famille des *Chirostylidæ* Ortman et sur la classification des Galathéidés (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 307-312).

121. Sur la ponte et le développement d'un Pseudoscorpionide, le *Garupus saxicola.* (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 304-307, 342-343).

122. Un câble télégraphique attaqué par les Termites (*C. R. Acad. des Sciences*, t CXIII, p. 429-430).

123. (En collaboration avec Ch. Brongniart.) Instructions pour les recherches des animaux articulés (63 pages et nombreuses figures dans le texte ; Autun).

1897

124. Observations sur les Crabes de la famille des Dorripidés (*C. R. Acad. des Sciences* t. CXXV, p. 784-787).

125. Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes de la famille des Dorripidés (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. IX, p. 54-70).

126. Sur les *Cambarus* recueillis au Mexique par M. Diguet (*Bull. Mus. Hist. nat.* p. 224-228).

27. Sur deux Paguriens nouveaux trouvés par M. Coutière dans les récifs madréporiques à Djibouti (*Ibid.*, p. 228-233, avec 6 figures dans le texte).

128. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Observations sur le genre *Sympagurus* (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XXII, p. 131-136).

129. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Sur la ressemblance et le dimorphisme parallèle de l'*Eupagurus excavatus* Herbst et l'*Eupagurus variabilis* (*Ibid.*, t. XXII, p. 168-172).

30. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Description des Crustacés de la famille des Galathéidés recueillis pendant l'expédition du *Blake* dans la mer des Antilles et dans le golfe du Mexique (*Mem. of the Mus. of compar. Zool.*, vol. XIX, in-4 de 141 pages et 12 planches).

131. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Crustacés nouveaux provenant des campagnes du *Travailleur* et du *Talisman* [*Bull. Mus. Hist. nat.* (1897), p. 32-35, 75-77, 151-154, 183-190 234-238 (1898)].

132. Observations sur les Argulidés du genre *Gyropeltis*, recueillis par M. Geay au Vénézuéla (*Ibid.*, p. 13-19, avec 7 figures dans le texte).

133. Le genre *Maindronia* type nouveau de la famille des Lipismidés (*Bull.Soc. entomol. de France*, p. 21-23).

134. Les maladies des Crustacés (*Bull. Soc. centrale d'aquiculture et de pêche*, t. IX, p. 61-94).

135. (En collaboration avec M. H. Fischer.) Sur l'organisation et les affinités des Pleurotomaires (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXIV, p. 695-697).

136. Émile Ragonot et ses collections entomologiques (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 355-357).

1898

137. (En collaboration avec M. H. Fischer.) Sur l'organisation des Pleurotomaires (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXVI, p. 1361-1363).

138. (En collaboration avec M. H. Fischer.) Étude monographique des Pleurotomaires actuels (*Arch. Zool. exp.*, t. VI, p. 115-180 avec 4 planches) [Reproduit en France dans le *Journal de Conchyliologie* (1899) et en Amérique dans le *Bull. of the Mus. of Comp. Zoology* (1899)].

139. Sur le *Blepharopoda fauriana*. Crustacé anomoure de la famille des Hippidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXVII, p. 566-567).

140. Observations nouvelles sur les *Blepharopoda* Randall (*Ann. de la Soc. entomol. de France*, t. LXVII, p. 337-343 avec 5 figures dans le texte).

141. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) A propos des Crustacés brachyures et anomoures provenant des six dernières campagnes scientifiques effectuées par S. A. le prince de Monaco (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXVI, p. 1245-1247).

142. *Lithadia Digueti*, nouveau Crabe de la famille des Leucosiidés (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 330-331).

143. Sur quelques Crustacés anomoures et brachyures recueillis par M. Diguet en Basse-Californie (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 371-384).

144. Sur les Xanthes des mers d'Europe (*Feuille des jeunes naturalistes*, t. XXVIII, p. 133-137, avec 9 figures dans le texte).

145. Note préliminaire sur la distribution géographique et l'évolution des Péripate (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXVI, p. 1357-1361).

146. Nouvelle observation sur les *Peripatus* (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXVI, p. 1524-1525).

147. Sur l'organisation du *Peripatus Tholloni* (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 197-198).

148. Sur les caractères externes des Péripates (*Congrès intern. Zool. de Cambridgee* p. 269-271).

149. Maurice Noualhier et ses collections entomologiques (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 229-232).

1899

150. Sur les variations et les groupements spécifiques des Péripates américains (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXVIII, p. 1344-1346).

151. Observations biologiques sur le *Peripatus capensis* (*Ibid.*, t. CXXIX, p. 971-973).

152. Nouvelles observations sur les Péripates américains (*Ibid.*, t. CXXIX, p. 1029-1031).

153. *Peripatus* des environs de Rio-de-Janeiro (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1900).

154. Contributions à l'histoire des Péripates américains (*Ann. Soc. entomol. de France*, t. LXVIII, p. 385-450, avec 6 planches).

155. Sur un nouvel *Apus* de la Somalie, capturé par le capitaine Bottego (*Mus. civico Hist. nat. Genova*, sér. 2, t. XIX, p. 573-577).

156. Sur les Argulidés du genre *Gyropeltis* recueillis récemment par M. Geay dans la Guyane (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 39-41).

157. Les Crustacés parasites du genre *Dolops* (*Gyropeltis*) (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 8, t. X, p. 53-81, et sér. 9, t. I, p. 12-40, avec 40 figures dans le texte)

158. Sur les voies respiratoires des Crabes oxystomes de la famille des Cyclodorippidés (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 9, t. I, p. 122-123).

159. Sur une collection de Crustacés du Japon offerte au Muséum par M. Boucard (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 189-192, 1899).

160. (En collaboration avec A. Milne-Edwards). Crustacés décapodes (Brachyures et Anomoures) provenant des campagnes de l'*Hirondelle* (supplément) et de la *Princesse-Alice* (grand in-4 de 106 pages et 6 planches).

161. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Espèces nouvelles du genre *Palicus* recueillis par le *Blake* dans la mer des Antilles et dans le golfe du Mexique (*Bull. Mus. Hist. nat.*, p. 122-125).

162. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Dorippidés nouveaux recueillis par le *Blake* dans la mer des Antilles et dans le golfe du Mexique (*Ibid.*, p. 384-387).

163. *Calappa Zurcheri*, Crabe nouveau des terrains miocènes de Panama (*Ibid.*, p. 189-192, avec une figure.)

1900

164. Sur l'origine et les enchaînements des Arthropodes de la classe des Onychophores (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXX, p. 735-738).

165. Observations sur le *Peripatopsis Moseleyi* (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 119-121).

166. Quelques observations sur les Onychophores (*Peripatus*) de la collection du Musée britannique (*Quaterly Journal of micr. Science*, vol. XLIII, p. 367-373, avec 4 figures dans le texte).

167. Nouvelles observations sur les *Peripatus* du Musée britannique (*Ibid.*, p. 749-757)

168. Observations sur le développement des Onychophores (*C. R. Acad. des Sciences* t. CXXXI, p. 652-654).

169. Observations nouvelles sur les *Peripatus* (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 394-395).

170. Le retour au nid chez les Hyménoptères prédateurs du genre *Bembex* (*C. R. Soc. de Biologie*, t. LII, p. 874-876).

171. (En collaboration avec A. Milne-Edwards.) Expéditions scientifiques du *Travailleur* et du *Talisman*. Crustacés décapodes. Première partie : Brachyures et Anomoures (un volume in-4 de 396 pages et 32 planches).

172. Émile Blanchard. Notice nécrologique (*Nouv. Arch. Mus. Hist. nat.*, sér. 4, t. II p. 1-28).

173. Sur la présence du genre *Catapaguroides* dans les eaux sublittorales de France et d'Algérie (*Bull. Mus.*, p. 368-370).

1901

174. Caractères et affinités d'un Onychophore du Chili, le *Peripatopsis Blainville*-Blanchard (*Zool. Anzeiger*, Bd. XXIII, p. 59-61).

175. Nouveaux Péripates de la Bolivie (*Bull. Mus. Hist. nat*, p. 168-169).

176. A propos des Onychophores du Cap désignés sous le nom de *Peripatus capensis* Grube et de P. *brevis* Blainville (*Bull. Soc. entomol. de France*. p. 74-76).

177. A propos d'un travail de H. Sanger sur les Péripates (*Bull. de la Soc. philomath. de Paris*, sér. 9, t. III, p. 5-8).

178. Sur la reproduction et le développement du *Peripatus Blainvillei* (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXIII, p. 518-521).

179. (En collaboration avec M. H. Fischer.) Observations nouvelles sur l'organisation des Pleurotomaires (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXII, p. 583-585).

180. (En collaboration avec M. H. Fischer). Sur l'organisation interne du *Pleurotomaria Beyrichii* (*Ibid.*, t. CXXXII, p. 845-847).

181. Observations nouvelles sur les Bathynomes, Isopodes gigantesques des grands fonds (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXII, p. 643-645).

182. La circulation branchiale chez les Bathynomes (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 122-123).

183. Les variations des habitudes chez les Philanthes (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LII, p. 1129-1131).

184. Sur la Mélipone à pattes fauves (*Melipona fulvipes* Guérin) (*L'Apiculteur*, 44e année, p. 38-40).

185. Les habitudes des *Bembex* (Monographie biologique) (*L'Année psychologique* de 1900, p. 1-69, avec 4 figures dans le texte).

1902

186. Observations nouvelles sur l'origine et l'évolution des Péripates (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXIV, p. 55-58).

187. Le *Peripatus ecuadorensis* (*Bull. de la Soc. de la philomath.*, Paris, vol. IV, p. 53-62).

188. Sur l'organisation, le développement et les affinités du *Peripatopsis Blainvillei* Gay-Gervais [*Zool. Jahrb. anat.*, suppl. V (*Fauna chilensis* de L. Plate, Bd. II), p. 675-730].

189. Mœurs des Péripates (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 110).

190. Sur les organes sexuels des *Peripatus* (*Ibid.*, p. 160-161).

191. Sur l'organisation du *Peripatoides orientalis* Fl. (*P. Leucharti* de la plupart des auteurs) (*C. R. Soc. biol.*, vol. LIV, p. 1033-1034).

192. Un péripate de Costa Rica (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 239-240).

193. *Peripatus Biolleyi*. Onychophore nouveau de Costa-Rica (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 258-259).

194. Sur le développement des Péripatoïdes de l'Afrique australe (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXV, p. 1033-1036).

1903

195. Quelques observations sur les Insectes mellifères et leurs rapports avec les fleurs (*Bull. Mus. de Paris*, t. IX, p. 192-196).

196. *Atyæphyra Desmaresti* dans le Nord de l'Afrique (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1903 p. 245).

197. Observations biologiques (*Bull. soc. entomol. de France*, 1903, p. 245).

1904

198. Sur le genre *Ortmannia* Rathb. et les mutations de certains Atyidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXXXVIII p. 446-449).

199. Les œufs des Onychophores (*Nouv. Arch. Mus. de Paris*, 4e sér., t. VI, p. 1-50).

200. On the genus *Ortmannia* Rathb. and the Mutations of certain Atyids [*Ann. Nat. hist.* (7), t. XIII p. 377-381].

201. Sur les organes génitaux mâles du *Peripatus Tholloni* Bouv. (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 192-193).

202. Crevettes de la famille des Atyidés ; espèces qui font partie des collections du Muséum d'Histoire naturelle (*Bull. Mus. Paris*, t. X, p. 129-138).

203. *Peripatus Belli* (espèce nouvelle de l'Équateur) (*Bull. Muséum Paris*, p. 56-57).

204. Sur un exemplaire remarquable d'*Astacus fluviatilis* var. *torrenti* Schrank (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1904, p. 254-255).

205. Les Abeilles et les Fleurs (*Rev. gén. Sciences*, t. XV, p. 331-345).

206. Sur les Péripates des Guyanes (*Bull. Muséum*, p. 52-55).

1905

207. Observations nouvelles sur les Crevettes de la famille des Atyidés (*Bull. Sc. de France-Belgique*, t. XXXIX, p. 57-134).

208. Sur les Palinurides et les Éryonides recueillis dans l'Atlantique oriental par les Expéditions françaises et monégastes (*C. R. Acad. des Sciences*, t. XCL, p. 479-482).

209. Sur les Pénéides et les Sténopides recueillis par les Expéditions françaises et monégasques dans l'Atlantique oriental (*Ibid.*, p. 980-983).

210. Sur les Crustacés décapodes (abstraction faite des Carides) recueillis par le yacht *Princesse-Alice* au cours de la campagne de 1905 (*Ibid.*, p. 644-647).

211. Sur les Macroures nageurs (abstraction faite des Carides) recueillis par les expéditions américaines du *Hassler* et du *Blake* (*Ibid.*, p. 746-749).

212. Sur les Thalassanidés recueillis par le *Black* dans la mer des Antilles et le golfe du Mexique (*Ibid.*, p. 802-806).

213. Palinurides et Éryonides recueillis dans l'Atlantique oriental pendant les campagnes de l'*Hirondelle* et de la *Princesse-Alice* (*Bull. Mus. de Monaco*, n° XXVIII, p. 7).

214. Monographie des Onychophores (*Ann. Sc. nat., Zool.*, t. II 1905 ; IXe s., p. 1-183 pl. I-XIII).

215. A propos des Langoustes longicornes des îles du Cap-Vert (*Ibid.*, n° XXIX 6 pages).

216. Nouvelles observations sur les Glaucothoés (*Ibid.*, n° 41, 15 pages).

217. Sur les Crustacés décapodes (abstraction faite des Carides) recueillis par le yacht *Princesse-Alice* au cours de la campagne de 1905 (*Ibid.*, t. LV, 4 pages).

218. (En collaboration avec G. Seurat). *Eumedon convictor*, Crabe commensal d'un Oursin (*C. R. Acad. des Sciences*, p. 629-631).

219. Sur un Japyx gigantesque du Thibet (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1905, p. 30),

220. Sur la modification d'une colonie d'Abeilles à l'air libre [*Bull. de la Soc. philomath.* (9), t. VII, p. 188-206].

221. Notice sur M. Henri de Saussure (*Bull. Mus. de Paris*, 1905, p. 223-225).

1906

222. Sur les *Gennadas* ou Pénéides bathypélagiques (*Bull. Mus. de Monaco*, n° 80, 1906, 13 pages).

223. Sur les *Gennadas* ou Pénéides bathypélagiques (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLII, 1906, p. 686-690).

224. Suite aux observations sur les *Gennadas* ou Pénéides bathypélagiques (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLII, p. 746-749).

225. Sur l'*Haliporus androgynus*, Pénéide nouveau provenant des campagnes du *Talisman* (*Bull. Mus. de Paris*, t. XII, 1906, p. 253-256).

226. Observations sur les Pénéides du genre *Haliporus* sp. Bate (*Bull. Mus. de Monaco* n° 81, 1906, 10 pages).

227. Observations sur le genre *Acanthophrys* A.-M. Edw. et catalogue des *Acanthophrys* du Muséum (*Bull. Mus. de Paris*, t. XII, 1906, p. 485-490).

228. Sur les Crustacés décapodes marins recueillis par M. Gruvel en Mauritanie (*Bull. Muséum de Paris*, t. XII, 1906, p. 185-187, et in *Mission des Pêcheries de la côte occi-*

dentale d'Afrique, Paris, 1906, n° 7, p. 95-97, et in *Act. Soc. Linn. de Bordeaux*, 1906, p. 198-200).

229. Sur une petite collection de Crustacés (Décapodes et Stomatopodes) recueillis par M. Ch. Gravier à l'île San Thomé (*Bull. Mus. de Paris*, t. XII, 1906 p. 491-498).

230. Sur une nouvelle collection de Crustacés Décapodes rapportés du Japon par M. Harmand (*Bull. Mus. de Paris*, t. XII, 1906, p. 480-485).

231. Quelques mots sur les grands Crustacés Décapodes de la côte occidentale du Maroc (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1906, p. 68-69).

232. Sur le commensalisme d'une Porcellane (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1906, p. 28-29).

233. La faune bathypélagique (*Rev. gén. Sc. de Paris*, t. XVII, 1906, p. 490-492).

234. Observations biologiques sur *Hemimerus talpoides* (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1906, p. 170-171).

235. La modification des Abeilles à l'air libre (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLII, 1906, p. 1015-1020).

236. Nouvelles observations sur la modification des Abeilles à l'air libre (*Ann. Soc. entomol. de France*, 1906, p. 429-444).

237. Récolte et conservation des Diptères, particulièrement des espèces qui piquent pour sucer le sang (*Ann. Inst. Pasteur*, t. XX, 1906, p. 547-563).

238. (En collaboration avec Giard et Laveran.) Mission d'études de la maladie du sommeil. I. Organisation de la mission. II. Instructions pour les recherches à effectuer au Congo Français par la mission française de la maladie du sommeil (*Assoc. Sc. intern. d'Agronomie coloniale* et *Ann. Hy. colon. Paris*, X, 1907, p. 84-114).

1907

239. Crustacés Décapodes nouveaux recueillis à Païta (Pérou) par le Dr Rivet (*Bull. Mus. de Paris*, 1907, p. 113-116).

240. Sur la position zoologique, les affinités et le développement des Pénéides du genre *Funchalia* Johnson, Paris (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLIV, 1907, p. 951-954).

241. Sur le mécanisme des transformations en milieu normal chez les Crustacés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLIV, 1907, p. 301-306).

242. Quelques impressions d'un naturaliste au cours d'une campagne scientifique de S. A. R. le prince de Monaco (*Bull. Inst. océanogr.*, n° 93, 1907).

243. Monographie des Onychophores, 2e partie (*Ann. Sc. nat., Zool.*, 1907, IXe s., t. II, p. 61-318 et p. 1-103).

244. Sur les nids aériens de l'Abeille melliforme (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1907, p. 294-296).

245. Note sur le *Mycetophagus quadripustulatus* L. (*Bull. Soc. Amis Sc. nat. Rouen*, 1906, p. 28).

1909

246. Sur l'origine et l'évolution des Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLVIII, p. 1727-1731).

247. Sur les phénomènes qui caractérisent le déménagement chez la Fourmi moissonneuse, *Messor barbarus* L. (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLIX, 1909, p. 649-651).

248. Les Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés qui se trouvent dans l'île de Cuba (*Bull. Muséum Paris*, 1909, p. 329-336).

249. *Arctus Delfini*, n. sp. (*Rev. Chilina Valparaiso*, t. XIII, n° 3, 1909, p. 213-215).

250. Les Crustacés marins comestibles (*Rev gén. Sc.*, Paris, 1909, p. 803-808).

251. Crustacés *in* Voyage zoologique en Kroumirie (Tunisie), par GADDEAU DE KERVILLE (1908-1909).

252. Rapport sur le *Diapsis pentagona*, Cochenille polyphage qui s'attaque au mûrier en Italie (*Bull. Mus. de Paris*, 1909, p. 336-347).

253. Sur les phénomènes qui caractérisent le déménagement chez la Fourmi moissonneuse (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXLIX, 1909, p. 649-654).

254. (En collaboration avec A. MILNE-EDWARDS.) Les Pénéides et Sténopides Rep. result. dredging Alexander Agassiz in Golf Mexico..., etc.) Cambr. Mass. (*Mém. Mus. Comp. Zool. Harward*, coll. 1909, p. 177-224).

1910

255. Un Argulide nouveau de l'Argentine (*Bull. Mus. de Paris*, 1910, p. 92-95).

256. Quelques Arthropodes recueillis aux îles Kerguelen (*Ibid.*, p. 95-96).

257. Note sur les Arthropodes marins recueillis par RAILLIER DU BATY aux îles Kerguelen (*Bull. Mus.*, 1910, p. 178-179).

258. Crustacés et Pycnogonides (*Act. Soc. Linn.*, Bordeaux, p. 221-226).

259. Quelques Crustacés de l'Amérique et des Sandwich du Sud (*Rev. Chilena Valparaiso*, t. XIV, 1910, p. 178-182).

260. Sur quelques Crustacés Décapodes marins recueillis à l'île Maurice (*Bull. Mus. de Paris*, 1910, p. 376-377).

1911

261. Sur les Crustacés Décapodes recueillis par la *Princesse-Alice* au cours de sa campagne de 1910 (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLII, 1911, p. 746-750).

262. Nouvelles observations sur les mutations évolutives (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLII, 1911, p. 1820-1825).

263. Notes sur les *Acturus* (*Ann. Mus. nac. Buenos-Aires*, s. 3, t. XIV, 1911, p. 401 et 410-412).

264. Arthropodes marins (Kerguelen, voyage RALLIER DU BATHY) (*Ann. Inst. Océanogr.*, III, fasc. 3, 1911, p. 38-39).

265. Sur les Fourmis moissonneuses (*Messor barbara*) des environs de Moyan (*Congr. intern. ent. Mem. Bruxelles*, 1911, p. 237-248).

1912

266. Sur la classification du genre *Caridina* et les variations extraordinaires d'une espèce de ce genre, la *Caridina brevirostris* St. (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLIV, 1912, p. 915-922).

267. Sur le *Caridinopsis Chevalieri* Bouv. et les genres d'Atyidés propres à l'Afrique tropicale (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLV, 1912, p. 563-566).

268. *Dugastella marocana* Crevette primitive nouvelle de la famille des *Atyidæ* (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLV, 1912, p. 993-998).

269. Sur les caractères et les variations d'une Caridine de l'île Maurice, la *Caridina Richtersi* Thall. (*Bull. Soc. ent.*, 1912, p. 163-168).

270. Les Caridines de l'île Maurice d'après les envois faits au Muséum par M. le Dr L.-F. BARBEAU (*Bull. Mus. de Paris*, 1912, p. 291-300).

271. Un type nouveau de Crevette d'eau douce africaine, la *Caridinopsis Chevalieri* n. g. et n. sp. (*Bull. Mus. de Paris*, 1912, p. 300-303).

272. Les Moucherons vulnérants (*Rev. Sc. Paris*, 1912, p. 417-424).

1913

273. Sur les genres *Pseudibacus* et *Nisto* et le stade natant des Crustacés Décapodes macroures de la famille des Scyllaridés (*C. R. Acad des Sciences*, t. CLVI, 1913, p. 1643-1648).

274. Observations nouvelles sur le développement larvaire de la Langouste commune (*Palinurus vulgaris* Latr.) (*C. R. Acad. des Sciences*, 1913, t. CLVII, p. 457-463).

275. The post-embryonie development of the Spiny Lobster (*Nature*, London, t. XCXI 1913, p. 633-634).

276. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905 under the leadership of Mr. J. St. Gardiner (vol. IV, n° 28). Les Caridines des Seychelles (*London Trans. Linn. Soc. Zool*, t. XV, pl. IV, 1913, p. 447-472).

277. Les variations d'une Crevette de la famille des Atyidés, l'*Atyæphyra Desmaresti* Millet (*Bull. Mus. de Paris*, 1913, p. 65-74).

278. Sur la classification des Crevettes de la famille des Atyidés (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1913, p. 177-182).

1914

279. Recherches sur le développement post-embryonnaire de la Langouste commune (*Palinurus vulgaris*) (*Plymouth J. Mar. biol. Ass.*, t. X, 1914, p. 179-193).

280. Observations nouvelles sur les *Trachelifer*, larves lucifériformes de *Jaxea nocturna* (*Plymouth J. Mar. biol. Ass.*, t. X, 1914, p. 194-206).

281. Sur la faune carcinologique de l'île Maurice (*C. R. Acad. des Sciences de Paris*, t. CLIX, 1914, p. 698-704).

282. Sur les caractères, les affinités et les origines de la faune atyienne du lac Tanganyika [*IX*e *Congrès intern., Zool.*, Monaco, 1914 (1914), p. 572-578].

283. Les Crustacés de profondeur et les Pycnogonides recueillis par le *Pourquoi-Pas ?* sous la direction de M. le Dr J. Charcot, dans l'Atlantique septentrional, au cours de la campagne estivale de 1913 (*Bull. Mus. de Paris*, 1914, p. 215-221).

1915

284. *Scyllarus paradoxus* Miers. Structure, développement post-larvaire, distribution géographique (*Bull. Mus. de Paris*, 1915, p. 47-50).

285. Thalassinidés nouveaux capturés au large des côtes soudanaises par le *Talisman* (*Bull. Mus. de Paris*, 1915, p. 182-185).

286. Sur les formes adaptatives du *Scyllarus arctus* L. et sur le développement post-larvaire des Scyllaires (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLX, 1915, p. 288-291).

287. Observations nouvelles sur le genre *Eryoneicus* (*Bull. Inst. océanogr. de Monaco*, n° 309, 1915, 8 pages).

288. Décapodes marcheurs (*Reptentia*) et stomatopodes recueillis à l'île Maurice par M. P. Carié (*Bull. Sc. France-Belgique*, Paris, t. XLVIII, 1915, p. 178-318).

289. Étude sur *Cyrtomaia Suhmi* du Musée de Marseille (*Ann. Mus. de Marseille*, t XV, 1915-1916. Mém. 1, 15 pages).

1917

290. Sur la classification des *Eupotamonea*, Crabes d'eau douce de la famille des Potamonidés (*C. R. Acad. des Sciences de Paris*, t. CLXV, 1917, p. 615-621 ; *Ibid.*, p. 657-659).

291. Sur la distribution des Crabes d'eau douce de la famille des Potamonidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLXV, 1917, p. 751-755).

292. Crustacés Décapodes (Macroures marcheurs) provenant des campagnes des yachts *Hirondelle* et *Princesse-Alice* (1885-1915) (*Résult. camp. Sc. de Monaco*, t. L, 1917, 104 pages).

293. Les germes d'Insectes (*Rev. Scient.*, Paris, 1917, p. 737-741).

294. Gonoplacidés et Pinnothéridés nouveaux recueillis au cours des campagnes américaines du *Hassler* et du *Blake* (*Bull. Mus. de Paris*, n° 23, 1917, p. 391-398).

1918

295. Sur une petite collection de Crustacés de Cuba offerte au Muséum par M. de Boury (*Bull. Mus. de Paris*, 1918, p. 6-15).

296. Sur quelques Crustacés Décapodes recueillis par M. Guy Babault dans les eaux douces de l'Inde anglaise (*Bull. Mus.*, 1918, p. 386-393).

297. Sur la nidification du *Polybioides tabida* Fabr. [*Bull. Soc. entomol. de France*, 1918 (1919), p. 278-280].

1919

298. Sur l'origine et la modification de l'instinct des Hyménoptères paralyseurs (*Sciencia*, vol. XXVI, p. 449-459).

1920

299. Revue d'entomologie pour les années 1910-1914. 1re partie : Biologie (*Rev. gén. des Sciences*, 31e année, p. 410-418, 30 juin 1920. 2e partie : Structure et physiologie, développement et adaptation ; *Ibid.*, p. 455-462, 15 juillet 1920).

300. Observations au sujet d'une note de M. de Charmoy sur les Caridines de l'île Maurice (*Bull. Mus.*, 1920, p. 475).

1921

301. Habitudes et métamorphoses des Insectes (*Bibliothèque de Philosophie Scientifique*, un volume, 320 pages, 1921).

302. Crustacés Décapodes (*Voyage Alluaud et Jeannel en Afrique orientale*, 1 fascicule, 62 pages).

303. Sur les Saturnides du genre *Copaxa* (*Congrès Sociétés savantes*, 1921).

304. Sur les *Camponotus* ou Fourmis ronge-bois du Haut-Jura (*Ass. franc. avanc. des Sciences*, 1921).

305. Sur l'apparition des mâles et des femelles dans les nids de la Fourmi des prés et de la Fourmi fauve du Haut-Jura (en collaboration avec Roger Roidor) (*C. R. Acad. des Sciences*, 1921).

1922

306. Classification et caractères distinctifs essentiels des Pycnogonides appartenant à la série des Pycnogonomorphes (*Ann. Sc. nat., Zool.*, t. X, vol. V, p. 113-117, 1922).

307. Observations complémentaires sur les Crustacés Décapodes (abstraction faite des Carides) provenant des campagnes des S. A. S. le prince de Monaco (*Résultats des camp. scientifiques du Prince de Monaco*, fasc. LXII, in-folio, 106 pages, 6 planches, 1922).

308. Nouvelles recherches sur l'apparition des individus reproducteurs dans la Fourmi fauve et la Fourmi des prés (*C. R. Acad. des Sciences*, vol. CLXXV, p. 555-558, 1922).

309. (Traduction de L.-O. Howard.) The Psychic Life of Insects, New-York, 1922.

310. (En collaboration avec P. Lepesme). Un ennemi des Épicéas dans la région parisienne (*C. R. Acad. agricult.*, t. VIII, p. 826-830, 1922).

1923

311. Quelques notes sur les Pycnogonides des côtes de France (*Ann. Sc. nat., Zool.*, t. X, vol. VI, 1923, p. 117-124).

312. Observations sur quelques Saturniens recueillis au Vénézuéla par M. Grisol (*Bull. Mus.*, 1923, p. 353-359).

313. Quelques Saturniens nouveaux de l'Amérique tropicale (*Ibid.*, p. 422-427).

314. *Oniscodes gregatus*, Saturniens dont les chenilles édifient en société des bourses complexes (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLXXVII, 1923, p. 1081-1086).

315. Porcellanidés et Brachyures du *Blake* [en collaboration avec A. Milne-Edwards. (*Mém. Mus. comp. Zool. Cambridge*, un volume in-4, p. 293-395, 1923)].

316. Sur les *Adelocephala*, *Anisota* et *Syssphinx* de la collection du Muséum (*C. R. Soc. savantes*, 1923, p. 58-64).

1924

317. Contribution à l'étude des Saturniens [*Ann. Sc. nat., Zool.* (10), t. VII, p. 137-178].

318. Barrages à Fourmis (*Revue du mois*, 17e année, p. 590-591).

319. Pycnogonides (de la Faune de France) (un volume, 71 pages, 61 figures).

320. Sur les Saturniens hémileucides du groupe *Dirphia tarquinia* (*Ann. Soc. entomol. de France*, t. XCIII, p. 381-389).

1925

321. Nouvelles remarques sur les Saturniens du groupe des *Arsenura* (*Ann. Soc. entomol. de France*, t. XCIV, p. 67-72, 1925).

322. Contributions à la connaissance des métamorphoses chez les Saturniens hémileucides (*Enc. ent. Lepidoptera*, vol. I, p. 1-10, 1925).

323. *Heliconisa Bedoci* n. sp. (*Ibid.*, vol. I, p. 35-36, 1925).

324. Sur quelques formes de *Dirphia* du groupe *Semirosea* (*Bull. Mus.*, p. 307-309, 1925).

325. Les Macroures marcheurs du *Blake* (*Mém. Mus. comp. Zool. Cambridge*, t. XLVIII, 1 vol. in-4, p. 397-472, 1925).

326. Recherches sur la morphologie, les variations et la distribution systématique de Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés (vol. IV de l'*Encylopédie entomologique*, 370 pages, 716 figures, 1925).

327. (En collaboration avec J. Bréthes). Sur les *Heliconisa* et leurs différences sexuelles (*Rev. univers. Buenos-Ayres*, 2e s., t. I, p. 37-41).

1926

328. Nouvelles observations sur les *Copaxa* (*C. R. Congrès Soc. sav. en 1925-1926*).

329. *Micragone Tholloni*, nov. sp. (*Bull. Mus.*, 1926, p. 74-75).

330. Sur deux Saturniens de l'île Yule (*Ibid.*, p. 197-198).

331. Additions à nos connaissances sur les Saturniens hémileucides des genres *Catocephala*, *Molippa* et *Micrattacus* (*Eos*, vol. II, p 205-214, 1926).

332. Sur la variabilité et les formes des *Bunæa* normaux, Papillons hétérocères de la famille des Saturnides [*Ann. Sc. nat., Zool.* (10), t. IX, p. 305-307, 1926].

333. Le communisme chez les Insectes (un volume *Bibl. philos. scient.*, 291 pages).

1927

334. Notes sur les *Nudaurelia* [*Bull. Mus.*, 1926 (1927), p. 345-351].

335. Les Saturniens du groupe *Aurivillius* (*Ibid.*, 1927, p. 71-75).

336. *Tagoropsis Lambertoni*, Saturnien nouveau de Madagascar (*Ibid.*, p. 76-77).

337. Sur les Saturniens du genre *Decachorda* (*Ibid.*, p. 146-149).

338. Sur quelques *Automeris* rares ou nouveaux récemment entrés dans les collections du Muséum de Paris (*Lepidoptera*, t. II, p. 15-29).

339. Sur le classement des *Bunæa*, qui appartiennent au groupe du *B. oubie* (*Ibid.*, p. 29-52).

340. Sobre algunos Saturnidos de las regiones andinas (*Bol. Sc. Columbiana Cienc. natur.*, t. XVI, p. 45-50, 1927).

341. Quelques observations sur les Saturnides attaciens du genre *Coscinicera* (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1927, p. 149-151).

342. Saturniens du Musée du Congo belge (*Rev. zool. afr.*, t. XV, p. 129-171, 1927).

343. Étude sur les Cératocampidés de la collection Charles Oberthur [*Ann. Sc. nat, Zool.* (10), t. X, p. 283-288, 1927].

344. Sur les Saturniens d'Afrique (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLXXXIV, p. 1289-1292, 1927).

345. Sur le Papillon sericigène de l'Ailanthe et les formes affines (*Bull. Acad. nation. agric.*, 1927, 19 pages).

1928

346. Observations sur la structure et le classement des Saturniens d'Afrique (*Mém. Acad. des Sciences*, t. LIX, 42 pages, 1928).

347. Sur les Lépidoptères Saturniens de la famille des Hémileucides (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLXXXVI, p. 817-820, 1928).

348. *Anuropteryx*, Saturnioïde nouveau de la famille des Arsénuridés (*Bull. Soc. entomol. de France*, p. 47-48, 1928).

349. Eastern *Saturniidæ* with descriptions of new species (*Bull. Hill. Mus.*, II, p. 122-131, pl. II-VII, 1928).

1929

350. Quelques Saturnioïdes nouveaux (*Bull. Soc. zool. de France*, 1929).

351. Saturnioïdes nouveaux du Musée de la Condition des Soies (*Bull. Soc. Linn. Lyon*, p. 103-106, 1929).

352. Saturnioïdes nouveaux (*Ibid.*, p. 119-121, 1929).

353. *Saturnidæ*. Voy. au Congo de S. A. R. le prince Léopold de Belgique, 1925 (*Lepidoptera*, p. 234-236, 1929).

354. Sur le classement et la distribution géographique des Saturniens hémileucides de la sous-famille des Automérinés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CLXXXIX, p. 603-607, 1929).

355. Observations systématiques sur les Saturnioïdes américains (*Intern. Congr. entom.*, vol. II, p. 909-916, 1929).

356. Additions à nos connaissances sur les Saturnioïdes américains [*Ann. Sc. nat.*, *Zool.* (10), t. XII, p. 245-343].

1930

357. Saturnioïdes rapportés du Congo Belge par S. M. la reine Élisabeth de Belgique (*Rev. Zool. botan. Afr.*, t. XVII, p. 394-404, 1930).

358. Quelques observations sur les Papillons Saturnioïdes de la famille des Cératocampidés (*C. R. Acad. des Sciences*, t. CXC, p. 552-555, 1930).

359. Un nouveau type de Saturnioïde cératocampien (*Ibid.*, CXCI, p. 505-508, 1930).

360. Sur la systématique des Saturnioïdes des Hémileucides (*Ibid.*, CXCI, p. 743-746, 1903).

361. Mutations évolutives et transformisme (*Rev. gén. des Sciences*, t. XLI, p. 325-333, 1930).

362. Seconde contribution à la connaissance des Saturnioïdes du Hill Museum (*Bull. of the Hill Museum*, t. IV, p. 1-116, 1930).

1931

363. Sur une collection de Saturnioïdes du Congo belge (*Rev. de Zool. et de Bot. afric.*, t. XX, p. 342-348, 1931).

364. Étude des Saturnioïdes normaux, famille des Syssphingidés (*Mém. Acad. des Sciences*, t. LX, n° 2, 398 pages, 92 figures, 3 planches, 1931).

365. (En collaboration avec Ph. Riel.) Catalogue des Papillons sericigènes saturnioïdes (*Laboratoire d'études de la Soie*, Lyon, XVII, p. 1-90, 1931).

1932

366. Sur la classification des Saturnioïdes de la famille des Hélimeucides (*Livre du Centenaire Soc. entomol. de France*, p. 225-231, 1932).

367. Étude des Saturnioïdes normaux, famille des Hémileucides. 1re partie : Généralités et section des Hémileucides [*Ann. Sc. nat.*, *Zool.* (10), t. XV, p. 363-426, 1931].

1940

368. Décapodes marcheurs (*Faune de France*, 404 pages, 223 figures, 14 planches).

1941

369. Les Crabes de la tribu des *Corystoidea* [*Mém. Acad. des Sciences*, t. LXV, n° 4, 1941 (1942), 52 pages (paru en 1942)].

MORPHOGENÈSE DE QUELQUES OS CRANIENS CHEZ LA TRUITE ARC-EN-CIEL (*SALMO IRIDEUS* GIBB.)

Par Ch. DEVILLERS

Parmi les os dermiques du crâne des Poissons, certains portent des canaux sensoriels et présentent avec ces derniers des rapports très constants, fait bien établi surtout à la suite du travail d'ensemble d'Allis (1905). Le développement de ces os a été examiné par de nombreux auteurs à l'occasion d'études sur la formation de l'ostéocrâne en général. L'analyse précise du rôle des canaux et des organes sensoriels au cours de la morphogenèse a été effectuée chez *Amia* par Pehrson (1922-1940) et chez *Lepidosteus* par Hammarbergh (1937). Un tel travail n'avait pas encore été fait pour les Téléostéens ; c'est cette lacune que j'ai tenté de combler par une étude morphologique du développement des os de la Truite (*S. irideus*), complétée par des recherches expérimentales, actuellement en cours. Schleip (1904) s'était déjà occupé du premier aspect du problème chez la Truite et le Saumon, mais sans préciser le rôle de chacun des organes. L'objet de cette note est de résumer mon étude du développement des os de la chaîne infra-orbitaire, du préopercule, du frontal et du ptérotique, et d'examiner ensuite l'origine probable de ces formations.

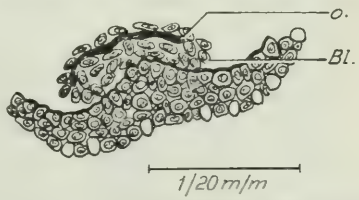


Fig. 1. — Développement d'un *canal bone* (infra-orbitaire).
Bl, blastème. — *o*, lame osseuse.

Chaîne infra-orbitaire (fig. 1-2). — Dans le développement de la chaîne infra-orbitaire nous ferons abstraction pour le moment du lacrymal, qui trouvera mieux sa place après le préopercule, et nous nous limiterons aux infra et post-orbitaires. Le développement de ces os se fait de l'avant vers l'arrière ; au niveau de chacun des organes apparaît un blastème accolé à la face profonde de l'épithélium, à l'intérieur duquel naît une lamelle osseuse ; l'ensemble se décolle alors progressivement de l'épi-

thélium, mais s'enfonce peu dans le conjonctif. La lame se recourbe de plus en plus autour de la gouttière où s'invagine l'organe et finalement forme un tube osseux complet autour du canal résultant de la cohalescence des deux bords de la gouttière. Cet os est un *canal bone*, au sens étroit du mot (auteurs anglo-saxons). Ces tronçons osseux se soudent entre eux pour former des éléments plus étendus qui vont acquérir des expansions lamelleuses latérales achevant de donner à l'os son aspect définitif. Les soudures ont lieu de manière irrégulière chez les différents spécimens examinés et varient même d'un côté à l'autre de la tête chez un même spécimen, de sorte que l'infraorbitaire, par exemple, pourra comprendre d'un côté 3 organes et 4 ou 5 de l'autre.

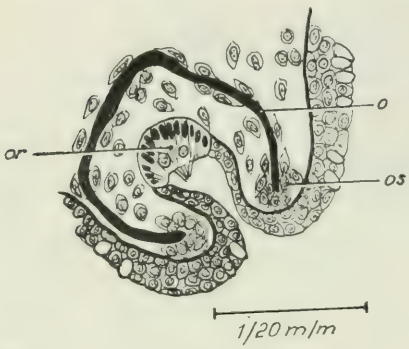


Fig. 2. — Développement d'un canal-bone (infra-orbitaire).

o, os. — *or*, organe sensoriel. — *os*, ostéoblastes.

Préopercule (fig. 3). — Le canal préoperculaire de l'adulte contient 8 organes dont 7 logés dans le préopercule proprement dit et 1 dans le suprapréopercule. L'os préoperculaire est l'un des plus précoces. Chez un alevin de cinq jours (12 millimètres), on découvre dans la région des organes 5 et 6 (1) un amas de cellules mésenchymateuses accolées à la face profonde de l'épithélium ; elles organisent un blastème étroit, allongé verticalement et dont la partie centrale est plus dense que la périphérie ; ces cellules sont destinées à devenir des ostéoblastes. Dans la suite du développement, le blastème s'allonge vers le haut dans la direction de l'organe 7 et surtout vers le bas, où il croît suivant la courbe marquée par les organes. En avant de sa pointe d'accroissement existent des cellules dispersées qui en se groupant vont contribuer à agrandir le blastème. Dans le même temps, à la partie supérieure, le blastème se décolle et s'enfonce peu à peu dans l'épaisseur du conjonctif ne restant en relation avec l'épithélium que par son bord postérieur convexe. Il s'y

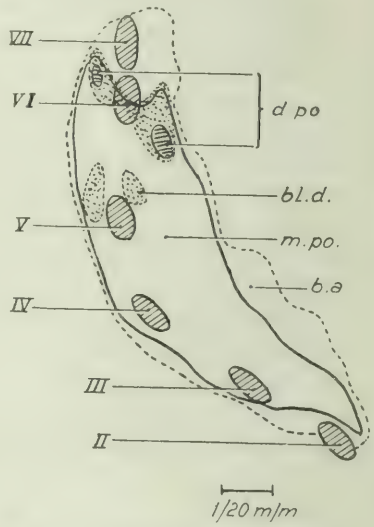


Fig. 3. — Préopercule d'un spécimen de 18 millimètres.

b. a. bord d'accroissement. — *bl. d.*, blastème binaire. — *d. po.*, ailes osseuses (dermopréoperculaire). — *m. po.*, membrano-préoperculaire. — II, VII, organes sensoriels.

(1) Les organes sont comptés du bas vers le haut.

forme une lame osseuse grandissant rapidement jusqu'à venir occuper toute l'étendue du blastème. Les ostéoblastes n'existent plus alors qu'à sa périphérie constituant le bord d'accroissement. Cette lame osseuse n'est pas encore arrivée dans la région des premiers organes que les organes supérieurs entrent en activité. Celle-ci débute par l'enfoncement de l'organe dans une gouttière qui lui est propre ; le processus apparaît à l'organe 6, dont nous avons déjà vu le rôle en tant qu'initiateur de la lame basale du préopercule. Cette invagination amène l'accumulation de nouveaux ostéoblastes sur chacun des versants de la gouttière avec formation, au niveau de chaque organe, d'un blastème binaire présentant un élément antérieur et un autre postérieur à l'organe. Au sein de ces blastèmes se forme une petite ossification, d'abord indépendante de la lame basale du préopercule, mais à laquelle elle se soude rapidement. Il se fait ensuite une aile de chaque côté des organes 4, 3..., l'organe 7 n'étant intéressé que plus tardivement. Les ailes osseuses se soudent alors au-dessus du canal membraneux continu (résultat de la coalescence des gouttières et de leur fermeture), donnant des éléments de canaux qui par leur fusion bâtissent le canal de l'os définitif. De cette étude, confirmée par des expériences d'excision d'organes, il résulte que le développement du préopercule a lieu en deux temps fournissant chacun un composant : 1° formation du corps du préopercule, que j'appellerai le membrano-préoperculaire (utilisant d'une manière plus étendue la terminologie proposée par Allis) (1935) ; il apparaît dans le voisinage des organes sensoriels sans que ceux-ci semblent exercer une action directe sur son développement ; 2° formation du canal osseux, le dermo-préoperculaire (terminologie d'Allis), lequel est nettement une production de l'invagination des organes.

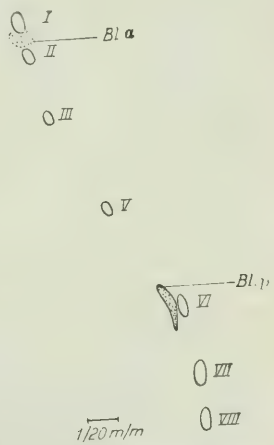


Fig. 4. — Frontal gauche d'un spécimen de 14mm,5.

Bl. a., blastème antérieur du membrano-frontal. — *Bl. p.*, blastème postérieur du membrano-frontal. — I, VIII, organes sensoriels (l'organe IV manque).

Frontal (fig. 4-5). — Si nous passons maintenant au frontal, nous pourrons, grâce à l'analyse précédente, retrouver les mêmes processus, mais un peu modifiés. Chez la Truite adulte le frontal renferme 8 organes (1). Chez l'alevin à l'éclosion (12 millimètres), on rencontre dans la partie moyenne du futur domaine frontal des aggrégats cellulaires accolés à la face profonde de l'épithélium dans le voisinage des organes. La première trace nette du frontal est visible sur un alevin de 14mm,5. Il est représenté par un petit blastème au niveau du 6e organe, mésialement à lui et déjà enfoncé dans l'épaisseur du conjonctif. Un second foyer existe à la moitié postérieure du 1er organe, où les ostéoblastes sont encore

(1) Les organes sont comptés en partant de la région nasale.

accolés à la face inférieure de l'épithélium. Le blastème postérieur s'accroît ensuite par ses deux extrémités, mais la croissance postérieure est lente et le 8e organe reste longtemps isolé. Vers l'avant, la poussée est rapide ; la pointe d'accroissement est prolongée par des ostéoblastes dispersés qui, en se réunissant, contribuent à agrandir le blastème. Cette croissance paraît se faire d'une manière continue — les foyers d'accumulation des ostéoblastes étant particulièrement situés au niveau des organes — peut-être y a-t-il accroissement à partir d'éléments successifs se soudant les uns aux autres ? Je n'ai pu établir ce fait avec certitude (1). De toutes façons, le blastème frontal, d'origine double, continue de s'accroître ; alors que le composant postérieur va jusque sous l'organe 3, l'antérieur englobe les deux premiers organes et leur réunion se fait entre les organes 2 et 3. Sans arrêter son activité, le premier organe commence à s'invaginer, ce qui entraîne, comme dans le cas précédent, la formation d'ailes ostéoblastiques de chaque côté de la gouttière. Ce sont les ébauches du canal osseux (dermo-frontal). A partir du premier organe, sa formation va se poursuivre par ébauches séparées, vers l'arrière, mais, avant que le 5e organe soit entré en activité, le 6e se remettant en action forme son tube osseux ainsi que le 7e. Le dermo-frontal reconnaît ainsi un origine en deux portions distinctes. Enfin le 5e organe s'invagine et beaucoup plus tardivement le 8e. Au niveau de ce dernier organe, j'ai pu observer la formation du membrano-frontal, mais non celle du dermo. On peut se demander si cet organe n'est pas englobé passivement par une prolongation postérieure du canal, comme cela serait le cas chez *Amia* (Pehrson). En même temps, le membrano-frontal a poussé vers l'avant et s'est enfoncé, acquérant avec le cartilage des relations si étroites qu'un examen superficiel pourrait le faire prendre pour un os périchondral. Le frontal résulte donc,

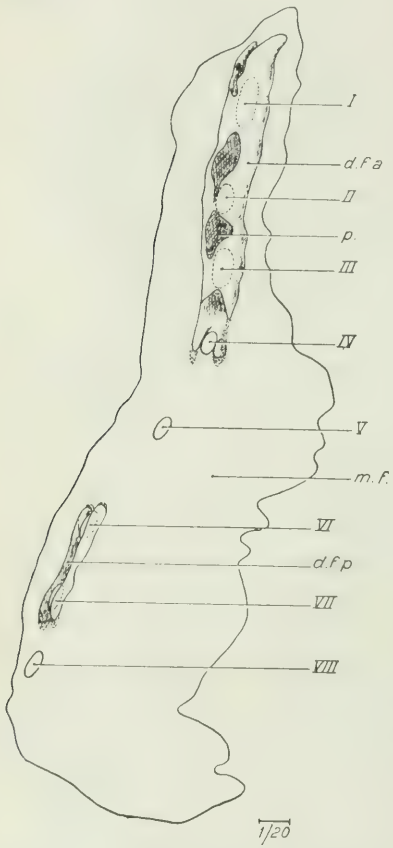


Fig. 5. — Frontal gauche d'un spécimen de 23 millimètres.

d. f. a, dermo-frontal antérieur. — *d. f. p.*, dermo-frontal postérieur. — *m. f*, membrano-frontal. — *p*, porc. — I, VIII, organes sensoriels.

(1) Dans un cas (stade 14mm,5), le blastème postérieur du frontal droit englobait les organes 7, 6, 5 et 4, tandis que celui du gauche s'arrêtait sous l'organe 5, et un blastème isolé existait sous l'organe 4.

comme le préopercule, de la coalescence de deux composants (ici d'origine double), les composants membrano se développant en sens inverse, à la rencontre l'un de l'autre. Les centres initiateurs sont pour chaque moitié les organes 1 et 6.

Ptérotique. — Le ptérotique, qui englobe 4 organes, procède de la même façon. Le membrano-ptérotique naît de 2 blastèmes accolés à l'épithélium ayant pour centres initiateurs les organes 2 et 4. Il s'enfonce dans le conjonctif et acquiert avec le cartilage de la capsule optique et l'auto-ptérotique des relations si étroites que la distinction entre ces deux os est difficile (Schleip). Le développement du dermo-ptérotique est aussi double : les trois organes antérieurs forment un ensemble séparé du 4e organe qui travaille seul. Les ailes osseuses se soudent de telle façon qu'au stade de 25 millimètres nous trouvons un canal osseux antérieur contenant les 3 organes et un canal postérieur, isolé du précédent, enfermant le 4e. Ces deux portions se réunissent plus tard. Le schéma du développement est donc le même que celui du frontal, avec deux centres initiateurs, mais la double origine du membrano est ici plus discrète. J'examinerai par la suite la valeur de ces notions.

Lacrymal. — Le lacrymal se développe sur le type du préopercule, mais le composant membrano (dont le centre initiateur est le 2e organe) paraît ici dépendre d'une façon beaucoup plus étroite des organes sensoriels que dans le cas du préopercule et du frontal. De plus, un ou deux éléments *canal bone* se soudent à sa partie postérieure.

Les autres os à canaux se développent suivant l'un de ces deux types, compliqué dans le cas du dentaire par la présence des dents.

Évolution du mode de formation des os à canaux chez les Poissons.

Chez *Amia* (Pherson), presque tous les os sont formés sur le type *canal bone*. Chez *Lepidosteus* (Hammarbergh), ils sont dans leur presque totalité du type préopercule. C'est aussi le cas d'*Amiurus* (Kindred), d'*Esox* [Walther, Devillers (1)], de *Cyclopterus* (Uhlmann) et de *Leuciscus* (Devillers (1)].

En examinant rapidement les résultats obtenus chez le Gardon (*Leuciscus rutilus* L.), nous rencontrons des faits nouveaux. Chez *Leuciscus*, le type *canal bone* est plus rare que chez *Salmo* ; il n'existe plus que pour le nasal, l'extra-scapulaire et deux osselets isolés, dans la région postorbitaire. Les autres os de la chaîne infra-orbitaire sont du type préopercule à blastème se formant contre l'épithélium dans la région des organes. Pour le frontal, le ptérotique, etc., je n'ai pas rencontré de blastème juxta-épithélial. Ces os se développent au milieu du conjonctif comme des os dermiques ordinaires (parasphénoïde, opercule), et toute leur morphogenèse

(1) Observations inédites.

s'accomplit en contact étroit avec les cartilages craniens. Les composants dermo, par contre, n'ont pas évolué, et au niveau de chacun des organes on trouve toujours deux ailes, d'abord indépendantes puis soudées au membrano. La formation binaire des membrano-frontaux et ptérotiques a disparu, celle des composants dermo- ne se retrouve plus que chez *Carassius*, où elle est peu nette (mais non chez *Leuciscus*).

En conclusion des faits exposés ci-dessus, on peut déduire la dérivation suivante : un *canale bone* s'enfonce profondément dans l'épaisseur du conjonctif jusqu'à toucher le crâne primordial, acquérant ainsi un rôle plus général d'os de recouvrement. Il devient dès lors le composant membrano. Les organes continuant leur activité forment, de la même façon, un élément nouveau, le composant dermo, dont l'évolution ultérieure est différente et qui est généralement destiné à se souder au membrano. Il y aurait donc remplacement d'un mode de formation par un autre : le type préopercule supplantant le type *canal bone* (qui apparaît ainsi comme la forme primitive des os à canaux). A un mode de formation des os craniens, placé sous la dépendance des organes sensoriels, se substitue, par une évolution de l'ontogenèse, une autonomisation progressive du développement. De ce fait, le membrano, tout en acquérant avec le crâne primordial des rapports plus étroits, devient de plus en plus indépendant dans sa genèse, comme cela se passe pour les os homologues des Tétrapodes. Le dermo reste un élément purement ichthyen produit par l'invagination du canal sensoriel, susceptible de souder à n'importe quel os dermique sous-jacent. Ceci est bien visible lorsque les canaux ont une course différente de la normale ; ils ajoutent alors des éléments dermo à des os dermiques qui normalement n'en comportent pas : chez *Leuciscus*, où le canal supra-orbitaire se prolonge en arrière sur le pariétal et où le canal préoperculaire croise l'opercule, ces os sont pourvus de canaux osseux.

Ce processus d'autonomisation commence chez *Salmo* et, chez *Leuciscus*, il semble arriver à son terme final. Mais cette évolution ne se fait pas simultanément pour tous les os du crâne. Il existe des hétérochronies à la suite desquelles, chez *Salmo*, certains os, tel le frontal, sont en avance sur d'autres, par exemple les os de la chaîne infra-orbitaire. Chez *Leuciscus*, le frontal a continué son évolution pour devenir quasi indépendant, et les os infra-orbitaires sont au stade d'évolution, qui était celui du frontal de *Salmo*.

Peut-on maintenant chercher à expliquer l'origine double du frontal et du ptérotique de *Salmo* ? Pour le ptérotique, la question semble assez claire. On sait que, chez certains Crossoptérygiens (*Eusthenopteron*, *Osteolepis*...), la région correspondante était occupée par deux os : en avant l'intertemporal dans la région otique et, dans la région postotique, le supratemporal. Ces deux os sont d'ailleurs rarement indépendants ; en général, ils forment un seul bloc, l'os intertemporo-supratemporal (nom que l'on tend actuellement à substituer à celui de ptérotique). Cette soudure semble bien être une réalité. Chez *Amia*, en effet, se forment dans cette région deux os séparés, l'un en relation avec les organes innervés par le rameau otique du VII, représentant l'intertemporal, l'autre avec l'organe innervé

par le IX représentant le supratemporal ; ils sont du type *canal bone*. Chez *Lepidosteus*, on retrouve la même bipartition, mais avec des os du type préopercule. C'est cette bipartition primitive que nous rencontrons chez *Salmo*, où elle commence à s'effacer pour le membrano-ptérotique, toujours plus évolué que le dermo, et elle disparaît à peu près chez les Cyprinidés. Pour le frontal, le cas est plus obscur. Elle représente peut-être le stade ontogénique, actuellement dépassé, où les formes ancestrales possédaient deux frontaux de chaque côté (Save-Soderbergh).

Ces faits remettent en question la réalité des soudures entre éléments osseux adjacents, largement utilisées par les auteurs scandinaves (Stensio, Save-Soderbergh) et par Allis dans ses derniers travaux (1935). Certains auteurs (Westoll, Moy-Thomas) s'élèvent contre cette manière de voir et lui préfèrent la notion de série osseuse développée le long d'un canal. On constate en effet (cas de la chaîne infra-orbitaire de *Salmo*) que des os résultant d'agrégation d'éléments *canal bone* possèdent une extension très variable. Rien ne permet de dire *a priori* qu'un organe est infra ou postorbitaire. On ne peut donc assigner au lacrymal ou au postorbitaire un territoire bien défini. Parler alors de lacrymo-infra-orbitaire ou d'infra-orbito-postorbitaire est dépourvu de sens. De plus, chez les Poissons, certains os dermiques présentent des possibilités d'extension sur des territoires avoisinants, ainsi que le démontrent les expériences de Tatarko. Je n'ai voulu faire ici qu'un examen sommaire de cette importante question, qui mérite une étude plus approfondie.

BIBLIOGRAPHIE

Allis (E. Ph.), *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, 1904.
— *Journ. of. Anat.*, 1935.
Hammarbergh (F.), *Acta Zool.*, 1937.
Moy-Thomas (J. A.), *Essays on evolution*, Oxford.
Pehrson (T.), *Acta Zool.*, 1922 et 1940.
Save-Soderbergh (G.), *Nov. Acta Reg. Soc. Scient. Uppsaliensis*, 1934.
Schleip (W.), *Anat. Hefte*, 1904.
Tatarko (K.), *Zool. Jahrb.*, 1933.
Westoll (T. S.), *Geol. Magaz.*, 1936, 1937 et 1940.

LA VARIABILITÉ DU PLUMAGE NUPTIAL MALE DU GOBE-MOUCHES NOIR (*MUSCICAPA HYPOLEUCA* PALLAS) RECHERCHE DE SES CAUSES

Par NOËL MAYAUD

Le Gobe-mouches noir était, il y a un bon siècle, couramment confondu avec l'espèce voisine de Gobe-mouches à collier, dont on croyait qu'il n'était que la forme jeune. Il ne présentait pas que cette difficulté aux recherches des ornithologistes : les deux mues annuelles, l'aspect si différent du mâle dans ses plumages nuptiaux et prénuptiaux, en constituaient bien d'autres. Mais le problème de beaucoup le plus délicat et le plus déroutant est la variabilité de la coloration du plumage nuptial mâle. C'est à lui que je m'attaque aujourd'hui.

I

MORPHOLOGIE

Taille.

En ce qui concerne la taille, décelée par des indications de poids, de longueur d'aile, de queue, etc., on n'a pas jusqu'ici relevé de différences nettes entre les diverses populations. En été, durant la migration, l'Oiseau prend souvent beaucoup de graisse, d'où des écarts individuels de poids pouvant atteindre 5 et 6 grammes, alors qu'au printemps l'écart est de 2 ou 3 grammes (♂).

Cycle des plumages et des mues.

Voici comme il se présente :

Plumage néoptile.
Plumage téléoptile :
    Plumage juvénile.
        Mue juvénile (partielle).

Plumage juvéno-prénuptial.
Mue juvéno-prénuptiale (partielle).
Plumage juvéno-nuptial.
Mue juvéno-nuptiale (complète).
Plumage prénuptial.
Mue prénuptiale (partielle).
Plumage nuptial.
Mue nuptiale (complète).
Plumage prénuptial, etc.

Le cycle complet du tableau ci-dessus, jusqu'à la mue nuptiale incluse, demande vingt-six à vingt-sept mois environ pour être accompli. Les mues juvéniles, juvéno-nuptiales et nuptiales ont lieu en été avant la migration ; les mues juvéno-prénuptiales et prénuptiales en hiver, également avant la migration de retour.

Étendue des mues juvéniles, juvéno-prénuptiales et prénuptiales.

Je ne m'occuperai ici que des plumes de contour ou *pennæ*, et non des plumes de duvet ou *plumæ*, pour lesquelles on ne possède pas de documentation.

D'après le matériel de ma collection, la mue *juvénile* ne touche ni aux rectrices, ni aux rémiges, ni à leurs grandes sus-alaires, aussi bien chez le ♂ que chez la ♀. Elle atteint toutes les autres plumes de contour. Cependant, quelques sus-alaires secondaires moyennes sont parfois conservées, rarement chez le ♂, fréquemment chez la ♀.

La mue *juvéno-prénuptiale* comprend, de façon générale, tout le petit plumage, quelques rémiges secondaires postérieures : 2 à 5 chez la ♀, 1 à 5 chez le ♂, généralement 3 ou 4 ; voici les fréquences constatées pour les ♂ : 1^3, 2^1, 3^8, 4^6, 5^1. Il arrive que le nombre des rémiges remplacées à cette mue ne soit pas le même à l'aile droite qu'à l'aile gauche, la différence étant de 1 ou 2 unités, par exemple 3 à droite, 4 ou 1 à gauche. Sont également remplacées les moyennes sus-alaires secondaires et, parmi les grandes, environ une bonne moitié, du côté postérieur ou proximal, les antérieures ou distales étant conservées. En outre, le ♂ conserve un certain nombre, souvent assez important, de plumes gris brun au croupion, rarement seulement 1 ou 2 ; rarement aussi 1 sus-caudale ou 2, les sus-caudales étant normalement remplacées à cette mue ; sur un sujet, j'ai vu une vieille plume subsister à la tête. Chez la ♀, je n'ai pas constaté la conservation régulière de vieilles plumes sur le croupion ; la plupart du temps, elles sont toutes neuves au printemps.

La mue *prénuptiale* a, de façon générale, la même étendue que la juvéno-prénuptiale. Le nombre des rémiges secondaires postérieures remplacées paraît être de 3, rarement davantage : ♂ : 3^9, 4^1, 5^1 ; ♀ : 3 (4 une fois à une aile seulement). Chez le ♂, en outre, toutes les grandes sus-alaires secondaires sont parfois remplacées ; le plus souvent, il en reste 3 vieilles

distales, avec les chiffres extrêmes : 1 à 4. Quelquefois aussi subsistent un petit nombre de vieilles plumes sur les moyennes sus-alaires, sur le croupion, mais c'est assez rare. La mue prénuptiale du ♂ se distingue donc de la juvéno-prénuptiale en comprenant toutes les plumes du croupion (sauf parfois quelques-unes) et toutes, sinon le plus grand nombre, des grandes sus-alaires secondaires. Chez la ♀, il ne me paraît pas que les grandes sus-alaires secondaires soient atteintes par cette mue ; quelques moyennes le sont, par contre. De même que chez le ♂, il subsiste parfois quelques vieilles plumes sur le croupion, mais toujours en nombre très restreint.

Description des plumages.

Plumage nuptial. — En Europe (péninsule Ibérique et Grèce exceptées), le ♂ offre sous ce plumage deux types extrêmes de coloration et une série de types intermédiaires que Drost a catalogués (*Vogelzug*, 1936, p. 179-186).

Type « noir » (I de Drost) : toutes les parties supérieures sont d'un noir pur, à l'exception du front blanc et d'un large miroir blanc sur l'aile constitué par les nouvelles grandes sus-alaires secondaires, qui sont blanches (noires seulement à la base), et la plus grande partie, au moins la moitié externe, des 3 rémiges postérieures ; en outre, la base des rémiges est blanche pour les primaires, crème pour les secondaires, mais souvent invisible l'aile repliée ; les petites et moyennes sus-alaires sont gris brun. Les plumes couvrant la base de la mandibule supérieure, les lores, la région parotique, sont noires. Les grandes sous-alaires sont gris brun, les autres sont frangées de blanc ; les axillaires, gris brun à la base, blanc crémeux au bout et sur les côtés. Toutes les parties inférieures sont d'un blanc pur. Les rectrices latérales (2 ou 3 paires) sont brun foncé avec du blanc sur les barbes externes, leur partie terminale étant noire. Parfois ce blanc s'étend un peu sur les barbes internes pour la paire la plus externe, ou bien il manque totalement. Le bec et les pieds sont noirs, l'iris brun noir.

Le type « gris » (VII de Drost) a un aspect absolument féminin : les parties supérieures sont entièrement gris brun (plus ou moins gris ou brun) avec les plumes couvrant la base de la mandibule supérieure crème et le croupion gris brun clair. Les plus grandes sus-caudales sont noires. L'aile (sauf les petites et moyennes sus-alaires) et la queue sont brun foncé, avec un étroit miroir blanc sur l'aile formé par une barre blanche terminant les grandes sus-alaires secondaires et une bordure blanche plus ou moins large couvrant les 3 rémiges postérieures du côté distal. La bordure blanche des rectrices latérales est plus ou moins étendue. Les lores sont grisâtres, la région parotique et la joue mouchetées de brun et de roussâtre. Les parties inférieures sont à fond blanc teinté de brunâtre léger à la poitrine et aux flancs, de roussâtre au ventre et aux sous caudales, avec quelques marques brunâtres sur les côtés de la gorge.

Entre ces deux types extrêmes existent des types intermédiaires établissant la graduation, que Drost a catalogués II à VI :

Type II : semblable à I, mais le croupion est brun, gris brun, voire gris blanc.

Type III : les parties supérieures sont d'un noir dominant, mais çà et là existent quelques plumes gris brun ou des franges de même couleur ; le croupion est gris brun ou gris blanc ; le miroir blanc de l'aile est parfois moins étendu et il y a moins de blanc au front.

Type IV : il y a balance nette entre le noir et le gris brun sur les parties supérieures par panachure : le noir dominant sur le milieu du dos, le gris brun sur le haut du dos, le dessus de la tête avec des plumes à centre noir et franges brunes par exemple, le miroir de l'aile encore bien étendu, parfois chiné de noirâtre sur les rémiges. Le blanc du front est réduit, coupé en deux dans certains cas au-dessus de la base du culmen, ce qui forme deux petites taches blanches. Un peu de brunâtre teinte quelquefois la poitrine.

Type V : la tonalité brune ou gris brun domine sur les parties supérieures, mais une panachure noire très nette existe encore, singulièrement sur la tête et le milieu du dos. Le miroir de l'aile est réduit ; la tache blanche du front existe encore.

Type VI : les parties supérieures sont gris brun, à l'exception d'un petit nombre de marques noires ou noirâtres perceptibles seulement sur l'Oiseau en main, singulièrement sur le dessus de la tête. Du brunâtre se diffuse sur la poitrine et les flancs, parfois marque un peu la gorge. La tache blanche du front, très réduite, est divisée en deux ; le miroir de l'aile est également réduit. C'est un Oiseau d'aspect féminin, qui a juste des marques à l'état de vestige pour le distinguer du pur plumage féminin du type VII.

Notons toutefois que l'étendue de la tache blanche du front varie individuellement et qu'elle est parfois encore assez importante chez les types IV, V et VI, spécialement chez les Oiseaux d'un an.

La ♀ a toutes les parties supérieures et les côtés de la tête brun gris ; mouchetures roussâtres sur la région parotique ; les plumes couvrant la base de la mandibule supérieure sont roussâtres à la base ; le croupion est d'une teinte légèrement plus grise et plus claire que le dos, les sus-caudales voisines sont de la teinte du croupion ; les plus grandes seulement sont brun foncé ou noirâtres. Sur l'aile, existe un miroir plus réduit que chez le ♂ du type VII, blanc crémeux. Les parties inférieures sont à fond blanc, marqué de brunâtre sur les côtés de la gorge, plus ou moins roussâtre sur la poitrine et les axillaires, les flancs étant brunâtres. Ce qui distingue la ♀ du ♂ féminin sous ce même plumage, c'est le miroir crème et non blanc, en général aussi plus réduit, les ailes et la queue brunes, et les sus-caudales, dont seules les plus grandes sont très foncées, mais pas d'un beau noir. Les 2 ou 3 paires de rectrices latérales ont leurs barbes externes blanches ou blanc brunâtre, sinon dans toute leur longueur, du moins dans les trois quarts basaux.

Plumage prénuptial. — Sous ce plumage, le ♂ ressemble beaucoup à la ♀, toutes les parties supérieures et côtés de la tête étant d'un brun plus ou moins gris ; les plumes couvrant la base de la mandibule supérieure et les lores sont généralement roussâtres ; la région parotique est mouchetée de roussâtre. Les sus-caudales sont noires, les plus petites, ou bien toutes, frangées de brun gris. Les rectrices et rémiges sont noires et noirâtres et seront conservées sous le plumage nuptial, sauf les rémiges postérieures, qui sont brunes lisérées de brun roussâtre du côté externe et au bout ; le miroir est réduit à ces lisérés plus larges à la base des plumes et à d'étroits lisérés terminaux roussâtres sur les grandes sus-alaires secondaires. Les parties inférieures sont couvertes d'un brun roussâtre diffus sur les côtés du cou, la poitrine, les flancs et les côtés du ventre ; la gorge est teintée aussi de roussâtre, ou bien est blanche encadrée de gris brun. Pieds noirâtres.

La ♀ est semblable au ♂, mais les lores sont souvent brunâtres, la base du front brune ou à peine teintée de roussâtre, les sus-caudales noirâtres largement frangées de brun, les rectrices et rémiges brun foncé ; la région parotique est à peine mouchetée de roussâtre. La base des rémiges primaire est blanc roussâtre.

Sous le plumage *juvénile*, les deux sexes sont mouchetés de roussâtre dessus et de brun dessous, sauf au ventre, autrement semblables au plumage suivant.

Plumage juvéno-prénuptial. — En quoi ce plumage diffère-t-il du prénuptial ?

Tout d'abord, en ce que les rectrices sont plus étroites et de forme plus pointue ; les rémiges sont également moins arrondies à la pointe. En outre, ces plumes, parfois un peu moins pigmentées que chez l'adulte, sont en tout cas d'une texture moins solide : on ne s'en aperçoit qu'au printemps sous le plumage juvéno-nuptial. Chez le ♂, le miroir de l'aile est blanc, pas crémeux ou à peine ; la base des rémiges secondaires est cependant crème, mais n'est guère ou pas visible ; les grandes sus-alaires secondaires sont terminées de blanc largement, remontant en pointe vers le rachis ; les sus-alaires moyennes conservées sont aussi terminées de blanc roussâtre : ainsi, le miroir est plutôt plus étendu chez le ♂ jeune que chez l'adulte.

Chez la ♀, le miroir de l'aile est également plus blanc, moins crémeux, et les couvertures moyennes de l'aile conservées sont terminées de roussâtre. Les parties inférieures sont semblables à celles prénuptiales.

Plumage juvéno-nuptial. — Les rémiges et rectrices, ainsi que les sus-alaires non remplacées, usées, apparaissent plus brunes et moins foncées que dans le plumage nuptial. En outre, un assez grand nombre de plumes prénuptiales du croupion, gris brun, sont conservées chez le ♂. De plus, le ♂ n'arrive pas au plumage le plus noir, du type I, mais sa coloration va du type II au type VII. Il y a tendance à moins de blanc sur le front

chez le ♂, à ce que le miroir soit plus blanc et moins crémeux chez la ♀.

Au cours de sa vie, un ♂ peut présenter des plumages de types différents ; le baguage l'a démontré à TRETTAU et MERKEL ; on peut même penser qu'il en est ainsi la plupart du temps. Ainsi, pour citer quelques exemples de ces auteurs (*Vogelzug*, 1943, p. 89), un Oiseau, du type VII la première année, était VI-VII la seconde ; un du type VI la première année était V la seconde, V-IV la troisième ; un du type VII la seconde année était VI-VII la troisième, V-VI la quatrième ; un autre, V-VI les troisième et quatrième années, est devenu V la cinquième année !

Les observations de TRETTAU et MERKEL nous apprennent deux choses : 1° l'Oiseau jeune est en *moyenne* moins foncé que le vieux, il est plus volontiers « gris » et noircit en vieillissant ; 2° ces changements de coloration, plus ou moins graduels, peuvent se produire pendant au moins cinq années. Cette faculté de « noircissement » peut-elle durer davantage chez certains individus ? Nous l'ignorons complètement. Il n'est pas impossible que cela arrive alors que d'autres s'avèrent stables au bout de quelques années. Quelques ♂ bagués adultes se sont révélés stables deux ans de suite avec le même type VII, d'autres trois ans de suite avec des types III et V, cependant que d'autres : IV, VI, VII fonçaient les deux ou trois années suivantes. Le baguage nous renseignera à l'avenir sur ces questions complémentaires, mais, dès maintenant, on peut considérer comme acquis que les jeunes Oiseaux ont tendance à avoir un aspect plus féminin que les vieux, ce qui est conforme avec la tendance générale des Oiseaux à dimorphisme sexuel.

Avant d'en terminer avec les plumages, il importe de remarquer que l'aspect *in natura* des ♂ en plumages nuptial ou juvéno-prénuptial n'est pas toujours conforme à leur type véritable de coloration : tel qui apparaît noir pur est en réalité, une fois l'Oiseau en main, du type II ou III même IV, alors qu'on le croyait du type I; le type VI et même le V sont parfois pris pour le VII. La plus ou moins bonne lumière a son importance, et TRETTAU et MERKEL ont relevé que tel ♂ pris pour un type II ou III à midi peut être pris au crépuscule pour un V. Le fait est tout à fait exact, et je ne peux qu'attirer l'attention sur les erreurs visuelles possibles. De façon générale, les types I à IV font « noir », V à VII « gris ». On peut quelquefois préciser mieux, grâce à une bonne exposition à la lumière et à une courte distance, mais, encore une fois, on ne peut obtenir aucune certitude précise et seulement une approximation.

II

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE L'ESPÈCE RACES GÉOGRAPHIQUES

L'espèce niche en Afrique mineure : Tunisie, Algérie, Maroc (au moins le Rif et le Moyen-Atlas, où HARTERT et LYNES l'ont trouvée sous sa race

speculigera), en Europe, de la péninsule Ibérique jusqu'à l'Oural, au nord jusqu'au 70° en Norvège, le 65° en Finlande, la péninsule de Kola, ainsi qu'en Angleterre et en Écosse, mais pas en Irlande ; au sud jusqu'à l'Italie centrale, la péninsule Balkanique et le Sud de la Russie; en Asie, çà et là, dans l'ouest de la Sibérie jusqu'aux contreforts de l'Altaï et en Asie Mineure jusqu'à la Perse : il importe de remarquer que la race *semitorquata*, qui habite cette dernière région, ainsi que la Grèce, a été rapportée soit à l'espèce *hypoleuca*, soit à *albicollis*. (Cf. STRESEMANN, *Orn. Monatsb.*, 1926, p. 4-9.)

Dans cette aire de distribution, comment varie l'espèce ?

J'ai dit plus haut que la description que j'ai donnée du ♂ en plumage nuptial (1) s'applique aux Oiseaux européens, les grecs et ceux de la péninsule ibérique exceptés. Dans la moitié sud au moins de l'Espagne et du Portugal, au nord jusqu'aux sierras de Guadarrama et d'Estrella, vivent des Oiseaux dont les ♂ en plumage nuptial n'ont pas de blanc sur les rectrices, mais par contre davantage de blanc à la base des rémiges primaires et sur le front. Un ♂ en plumage juvéno-nuptial examiné par WITHERBY était plus « noir » que ceux du même âge *hypoleuca* (typiques continentaux) et avait plus de blanc sur le front ; par contre, les rectrices latérales étaient lisérées de blanc. WITHERBY a nommé cette race *iberiæ* (*Ibis*, 1928, p. 591), mais dans sa description (p. 591 et 592) ne parle nullement de variabilité très grande de coloration des ♂ au printemps. Il est probable qu'elle existe néanmoins, mais pas d'amplitude considérable ; elle doit rester dans les types « noirs » : il serait bien intéressant de connaître son amplitude.

En Afrique Mineure, existe une race montrant les tendances extrêmes ébauchées par *iberiæ* : c'est *speculigera* BONAPARTE. On a cru d'ailleurs jusqu'en 1928 que les Oiseaux de la péninsule Ibérique étaient des *speculigera*. Cependant, les ♂ nord-africains se distinguent des ibères par la plus grande étendue de blanc à la base des rémiges primaires et sur le miroir des rémiges postérieures ; la tache blanche du front est encore plus étendue. La queue est semblable, le blanc faisant défaut sur les rectrices latérales chez l'adulte.

Speculigera a ainsi un aspect nettement distinct d'*hypoleuca* typique. Encore est-il remarquable que certains ♂ adultes d'*hypoleuca* reproduisent sur un point ou sur un autre (pas sur tous à la fois !) certains caractères de *speculigera*; ainsi, un ♂ adulte de ma collection, capturé en migration d'été en Anjou, n'a aucun blanc sur les rectrices; un autre, en migration de printemps, a les grandes sus-alaires secondaires postérieures entièrement blanches : ce sont deux caractères de *speculigera* ; seulement, chez cette race-ci, tous ces caractères coexistent, tandis que chez *hypoleuca* ils n'apparaissent qu'à l'état isolé, sporadique et exceptionnel.

(1) C'est le plumage nuptial qui est considéré comme le plumage spécifique, ou chez lequel les caractères raciaux sont le plus nets, chez les Oiseaux à double plumage annuel, avec dimorphisme saisonnier ; le plumage prénuptial n'extériorise pas complètement les potentialités génétiques de l'Oiseau.

Je ne sache pas qu'on se soit occupé de l'amplitude de la variation (coloration du plumage nuptial) de *speculigera*. A cet égard, la littérature est muette. Heim de Balsac m'a dit avoir tué à Tindouf au printemps de 1942 un ♂ *speculigera* bien noir, en migration (Institut chérifien de Rabat). J'ai examiné, d'autre part, un ♂ en plumage juvéno-nuptial de Tunisie du type III.

Passons à *semitorquata* Homeyer, la race d'Asie Mineure, que Stresemann considère comme appartenant à l'espèce voisine *albicollis* : elle semble en effet constituer comme un chaînon intermédiaire. Il n'existe pas de collier blanc comme chez *albicollis*, mais le blanc s'avance de 0 m,5 à 1cm,5 sur les côtés du cou, comme pour en ébaucher un. Les rectrices latérales ont davantage de blanc en moyenne que chez *hypoleuca*.

Chez les Oiseaux du reste de l'Europe, n'y a-t-il aucune variation ? Pour eux, elle porte sur la plus ou moins grande amplitude de variation de coloration nuptiale des ♂ et sur la prédominance par régions des types « gris » ou des types « noirs ».

Les anciens ornithologistes admettaient, pour la plupart, que la variabilité du plumage nuptial mâle relevait de l'âge de l'Oiseau, l'Oiseau « noir » étant vieux, l'Oiseau « gris » jeune. Une autre école, celle qui suivait Fleming et Schlegel, croyant au changement de coloration sans mue, soutenait que ces Oiseaux changeaient de couleur et noircissaient au fur et à mesure que s'avançait la belle saison, hypothèse réduite plus tard à néant par des observations plus poussées. Stresemann (*Avifauna macedonica*, p. 120-121), dans des remarques très pertinentes, a fait justice de ces deux thèses et a déclaré que cette variabilité était purement individuelle, les ♂ oscillant entre un plumage nuptial évolué (= noir) et un primitif (= gris). Cependant il était aussitôt amené à reconnaître que le « rare plumage évolué n'était pas représenté dans la série macédonienne » recueillie en avril et mai qu'il venait d'étudier.

Plus tard, Drost tenta de mettre un peu de clarté dans cette question et écrivit son travail fondamental, où il catalogua les divers aspects du plumage nuptial mâle (*loc. cit.*). Pour essayer d'éliminer les migrateurs et de n'avoir affaire qu'à des nidificateurs, il ne s'occupa, pour les Oiseaux de l'Europe centrale, que de ceux capturés après le 15 mai. Cette date était manifestement trop précoce : à cette époque passent encore en France des migrateurs, et depuis on fut amené à considérer que même des Oiseaux aperçus au début de juin en Europe centrale ne sont peut-être pas des nidificateurs locaux, et qu'il importe d'être très prudent à leur égard. Il est probable que d'avoir pris cette date trop précoce n'a pas permis à Drost d'avoir une vue assez précise de la variation géographique, en faussant quelque peu les résultats obtenus. Ceux-ci furent néanmoins remarquables et très suggestifs de travaux à venir.

Drost découvrit, sur la comparaison de grandes séries, que pour les nidificateurs de Scandinavie, Danemark et Héligoland, le type « noir » dominait, avec les types I à V pour les adultes, III étant le plus fréquent, cependant que les Oiseaux de première année, en plumage juvéno-nuptial,

se classaient dans les types II à VI, IV étant le plus fréquent. Au contraire, les Oiseaux recueillis en Europe centrale après le 15 mai étaient des types V à VII (adultes) et des types III à VII (Oiseaux de première année), le type VII étant dominant pour tous les âges.

Quant aux migrateurs capturés en Europe centrale, Drost trouva que les ♂ adultes se classaient dans les types II à VII, IV étant dominant ; ceux de première année, dans les types II à VII, VII étant en plus grand nombre.

Les examens de Drost démontrèrent qu'il y avait manifestement une corrélation entre l'habitat et la coloration du plumage nuptial, encore que celle-ci fût soumise à une certaine amplitude de variabilité individuelle. Le grand mérite de Drost fut d'étudier dans le détail les variations connues du plumage nuptial mâle et d'arriver à des conclusions, provisoires évidemment, mais néanmoins fort instructives, sur la répartition géographique des divers types de coloration.

Aussi, quand Witherby décrivit le Gobe-mouches noir dans le *Handbook of British Birds* (I, p. 308), paru en 1938, écrivit-il en note que le matériel était insuffisant pour se former une opinion quant aux nidificateurs anglais, mais que, d'après le peu de sujets dont il pouvait disposer, les types « noirs » semblaient prédominants.

Moi-même, observant en 1933 des Oiseaux manifestement nicheurs dans les Basses-Pyrénées, j'avais soigneusement noté leur coloration, qu'après coup je pus rapporter, d'après mes observations visuelles par bonne lumière, aux types II, III ou IV ; mais, naturellement, je ne connaissais pas leur âge.

En 1933 et 1934, le marquis de Tristan, observant la reproduction d'un couple en Orléanais, nota que le noir et le blanc du mâle étaient bien nets. En Suisse, les types « noirs » seraient prédominants.

Banzhaf donna, en 1938, les résultats des baguages entrepris et des peaux recueillies à Greifswalder Oie, île de la Baltique entre Usedom et Rügen, durant la migration de printemps en 1932, 1936 surtout et 1937 ; ces Oiseaux, vraisemblablement originaires soit des régions scandinaves et finlandaises, soit des régions baltes ou du Nord de la Russie, se sont montrés des types II à V pour les Oiseaux de plus d'un an, IV à VI pour ceux d'un an, en ce qui concerne les peaux, et, pour les Oiseaux bagués, des types II à VI sans distinction d'âge, mais on peut penser que, si elle avait été faite, elle aurait donné des résultats approchant ceux des peaux.

En 1938, Dunajewski étudia la variabilité géographique de l'espèce en Europe centrale et constata que les Oiseaux « gris » habitaient la Pologne et l'Allemagne, exception faite du Nord de l'Allemagne et d'une partie du Palatinat rhénan, où se reproduisent des populations « noires » ; appelant celles-ci *hypoleuca* (Pallas), il appliqua aux grises le nom de *muscipeta* (Bechstein).

Plus tard (1940), Drost et Shilling, étudiant la migration de l'espèce, donnèrent un aperçu de cette question de races en Europe centrale et

soulignèrent que des baguages étaient en cours, qui permettraient de donner des bases sûres aux conclusions à venir.

Creutz (1943), écrivant les résultats de ses observations à Pillnitz, Saxe, où niche l'espèce dans un parc, bien que ne disposant pas de données très précises, spécifie qu'aucun ♂ reproducteur, même d'un âge avancé, ne lui apparut vraiment foncé, et il les estime des types IV à VI, exceptionnellement III.

Trettau et Merkel donnèrent (1943) les résultats des baguages entrepris en Silésie. Les nidificateurs bagués ne montrèrent aucun mâle des types I, II ou III. La majorité (105 Oiseaux d'âges divers) appartenaient aux types V et VI ; tous les Oiseaux de première année étaient des types VI et VII, ceux de seconde année des types VII, VI et V ; les plus âgés arrivaient jusqu'aux types V et IV, mais aucun du type III ne fut trouvé Il est donc incontestable qu'une race géographique « grise » s'est différenciée en Europe centrale et que, du Rhin à la Pologne incluse, *grosso modo*, une race *muscipeta* se trouve entourée de populations « noires » *hypoleuca*. Voilà le fait. Voyons comme on peut l'interpréter.

III

CYCLE SAISONNIER DES PLUMAGES. CAUSES POSSIBLES

Nous devons tout d'abord remarquer que, quelle que soit la région qu'habite l'Oiseau, qu'il soit plus « gris » ou plus « noir » en moyenne, il varie de coloration selon les époques de l'année. Nous parlons aussi bien des mâles que des femelles, soumises au même cycle saisonnier.

Dans la plus grande partie de son habitat, le ♂ présente donc deux plumages par an : l'un beau, plus ou moins noir et blanc au printemps ; l'autre terne, brun et blanchâtre en été et automne, absolument semblable à ceux que porte la ♀ en tout temps. Ce plumage terne, prénuptial, est exactement l'analogue du plumage prénuptial, appelé encore éclipse, des Canards, de celui des Limicolés et de toutes les espèces à double mue annuelle (Plocéidés, Tanagridés, etc., la liste en étant considérable). Si je cite certaines familles, c'est que le problème que soulève le plumage prénuptial a été spécialement étudié chez elles.

Les travaux de Pezard et Benoit ont démontré qu'en cas de dimorphisme sexuel chez certains Oiseaux, comme les Coqs, le plumage spécifique était celui porté par le ♂, celui de la ♀ étant un plumage inhibé, ayant subi l'action d'une hormone empêchante, d'une chalone, pour employer le terme générique donné par Schafer aux hormones qui exercent sur certains caractères sexuels une action empêchante, selon la définition de J. Benoit. L'action de la chalone est extrêmement sensible sur la forme et la texture de la plume, ainsi que sur sa coloration, en ce qui concerne le plumage, car elle exerce aussi son influence sur les parties nues et charnues. En outre, Pezard a établi la notion du « seuil », qu'ont développée

et complétée Benoit, Caridroit et Régnier : les hormones sexuelles ont une action positive ou négative (dans ce dernier cas, elles sont donc appelées chalones), mais elles ne l'exercent qu'à partir d'une certaine dose qui rend brusquement leur action possible sur telle ou telle partie du plumage : c'est la notion du seuil, qui varie selon les parties du corps, certaines étant très sensibles à l'influence hormonale, ayant donc un seuil bas, d'autres peu sensibles l'ayant très élevé, et qui varie aussi selon les races, certaines races ayant leurs seuils élevés ou abaissés par rapport à d'autres. Le Coq domestique s'est particulièrement prêté aux expériences qui ont amené la découverte de ces notions, de par sa sensibilité à l'action des hormones. D'autres espèces sont plus réfractaires, une influence génétique venant contrecarrer l'hormonale.

Très vite après les travaux de Pezard, l'attention a été attirée sur le dimorphisme saisonnier des mâles de certaines espèces présentant pendant une période de l'année un plumage plus ou moins féminin. Les Parhon, Benoit, Champy, Caridroit, Cavazza, se sont attaqués spécialement au problème du plumage prénuptial du Canard col-vert *Anas platyrhyncha* L. Ils ont d'abord établi que le plumage spécifique est celui du ♂ nuptial et que les autres : ♂ prénuptial, ♀ nuptiale et prénuptiale, sont des plumages inhibés : les Oiseaux castrés portent en effet le plumage nuptial du ♂. On a cru que le repos saisonnier des glandes génitales était en relation directe avec l'apparition du plumage prénuptial, celui-ci succédant à la période de reproduction. Mais les Parhon ont montré que si, chez le Canard, les testicules diminuent de volume au moment de la mue nuptiale, il y a seulement diminution de la spermatogenèse, mais non absence, et que, sans préjudice d'autres actions possibles, ce n'est pas à l'insuffisance de la spermatogenèse qu'est due l'action inhibitrice ; ils ont pensé qu'elle pouvait être due à la formation dans les testicules de substances analogues aux lutéines de l'ovaire.

Il est très vraisemblable que l'hypophyse joue un rôle important dans le conditionnement du plumage prénuptial. Tallent ayant injecté en hiver à des Canards col-vert mâles en plumage nuptial des extraits de lobe antérieur d'hypophyse obtint sur les parties déplumées la croissance de plumes proches de celles du type prénuptial. Walton chercha de son côté à exciter naturellement l'hypophyse et à troubler son cycle annuel par une augmentation de lumière en hiver : il arriva à avancer de plusieurs mois les mues nuptiales et prénuptiales chez les Canards col-vert expérimentés. L'influence de la lumière sur l'hypophyse et, par réaction, sur les gonades, a été prouvée par Benoit.

D'autre part, des expériences faites par Vilter, Zawadowski, Caridroit, Tallent, etc., ont prouvé que l'hormone thyroïdienne agit sur la coloration du plumage et sa mélanisation, en plus ou en moins selon la dose injectée de thyroxine. L'hypophyse aurait également une action sur la pigmentation, des extraits hypophysaires injectés ayant provoqué l'apparition chez une ♀ d'*Euplectes orix franciscana* de plumes à coloration mi-mâle mi-femelle (Witschi). Je ne parle pas de l'action de substances

toxiques étrangères à l'Oiseau, qui furent aussi expérimentées. Enfin Caridroit et Régnier ont démontré que le système nerveux avait une influence incontestable sur la mélanisation et contrôlait vraisemblablement l'influence humorale, et Vilter a attiré l'attention sur le rôle du sympathique à cet égard. Ceci est conforme au fait que les mélanines, pigments d'origine endogène, sont produits par des échanges et réactions chimiques et résultent du métabolisme de l'animal.

Serrant la question de plus près, Caridroit a découvert que le conditionnement du plumage prénuptial ou éclipse du Canard était acquis plusieurs mois avant la mue. Une castration effectuée juste avant l'époque de la mue nuptiale n'empêche pas le plumage prénuptial d'apparaître. Il y a donc libération, en pleine période d'activité sexuelle, des principes conditionnant la constitution et l'apparition du plumage prénuptial. Or, il apparaît, d'après certaines expériences, que le testicule, comme l'ovaire, produit de la chalone, mais, en l'espèce, Caridroit a pensé plutôt à un mécanisme interposé qu'à l'action directe de la chalone testiculaire, car « il est difficile de justifier un déterminisme par une hypersécrétion de folliculine par les testicules, folliculine qui continuerait à agir après l'ablation des glandes ». Nous ne connaissons donc pas le mécanisme présidant à l'élaboration du plumage prénuptial. Par contre, nous savons que la double mue annuelle n'est pas le résultat direct de variations de l'activité sexuelle, mais un phénomène d'ordre nerveux et endocrinien vraisemblablement, pense Caridroit, sur lequel l'activité sexuelle a un contrôle, en déterminant l'époque : le fléchissement testiculaire serait la cause déterminante de la mue nuptiale, non du conditionnement du plumage prénuptial qui est acquis bien avant.

Les résultats des expériences de Caridroit sont spécialement importants et mettent en relief combien le problème est complexe : auparavant, à la suite des premiers travaux d'Aron, une école croyait le tissu interstitiel du testicule responsable de la parure de noces, cependant que Champy en cherchait la cause dans la maturité des spermatozoïdes. Benoit examina les testicules du Combassou *Vidua chalybeata*, et les différences constatées dans le tissu interstitiel entre les périodes d'activité et de repos génital pouvaient faire penser à une relation entre ce tissu et les conditionnements des plumages prénuptiaux et nuptiaux : les choses n'apparaissent plus si simples et le conditionnement du plumage prénuptial est le résultat d'influences que nous ne pouvons toutes préciser si nous en soupçonnons la nature. Mais ce plumage ne peut s'extérioriser qu'à l'occasion d'une mue ; le déterminisme de celle-ci est encore à découvrir. Tout au plus savons-nous les résultats des expériences citées plus haut de Walton sur les Canards col-vert et ceux de la curieuse expérience de Beebe maintenant des *Piranga erythromelas* au repos, bien nourris, à la même température, et arrivant à leur faire sauter ainsi entièrement le plumage prénuptial, faute de mue pouvant le faire apparaître : ils ne muèrent qu'au bout d'une année, revêtant à nouveau le plumage nuptial. Mais combien était fragile l'équilibre artificiel maintenu par Beebe est

souligné par le fait de sa rupture par le moindre écart de la température ambiante ; aussitôt la mue avait lieu avec apparition du plumage prénuptial. De même la castration des Canards amène une rupture d'équilibre en hâtant parfois la mue et provoquant une mue perpétuelle du petit plumage et une double mue annuelle des rémiges. Enfin, si l'on veut forcer la nature, elle reprend ses droits et arrive à retrouver son équilibre. Ainsi Champy, recherchant si la chalone testiculaire conditionnait bien le plumage prénuptial, a injecté de la folliculine à des ♂ d'*Amadina fasciata*, *Œna capensis*, *Euplectes orix franciscana* et *Steganura paradisea*, en plumage de noces ou le revêtant. A partir du moment de l'injection, les plumes ont poussé féminines, mais quatre à cinq semaines après chez *Euplectes*, un peu plus tard chez *Steganura*, ces plumes féminines muèrent et furent remplacées par des plumes naturellement normales. Il est infiniment curieux de voir le contrôle que peut exercer sur une plume de coloration anormale les principes présidant à l'élaboration du plumage nuptial : ces plumes, apparues alors que ces principes avaient leur action inhibée, les ont gênés après coup et amené une réaction de leur part. Celle-ci ne serait-elle pas d'ordre nerveux ? En tout cas, nous sommes en face d'une mue anormale, dont le déterminisme serait bien intéressant à connaître ; cette mue extériorise évidemment le plumage actuellement en puissance.

Witschi s'est spécialement occupé des plumages prénuptiaux et nuptiaux des Veuves, dont le conditionnement est différent de celui des Canards, en ce qui concerne l'action hormonale. En effet les ♂ et les ♀ castrés conservent leur double mue annuelle, et, ce qui est plus curieux, l'apparence des plumages nuptiaux et prénuptiaux reste normale et n'est pas modifiée par la castration chez les ♂ (le plumage prénuptial ayant un type nettement féminin), alors que les ♀ castrées revêtent un plumage nuptial du type masculin et, par contre, à la suite de la mue nuptiale, un plumage prénuptial normal. La castration fait donc apparaître chez les ♀ le plumage masculin en période de reproduction et ne modifie pas le plumage nuptial mâle : il semble bien que celui-ci doive être considéré comme le spécifique neutre. Par contre, l'existence du plumage prénuptial normal chez le castrat ♂ et ♀ prouve l'action d'une inhibition, analogue à la chalone ovarienne. Witschi a découvert que des injections d'extraits hypophysaires avaient alors pour effet de faire remplacer le plumage prénuptial par le nuptial. Une insuffisance hypophysaire périodique paraît être la cause du blocage du plumage nuptial, du conditionnement et de l'apparition du prénuptial. C'est ce que l'on peut tirer de plus vraisemblable des intéressantes expériences de Witschi, selon l'avis de Stresemann et selon le mien, et non pas que le plumage prénuptial représente le plumage spécifique neutre : on ne comprendrait pas que des ♀ castrées puissent revêtir des plumes d'apparence masculine en plumage nuptial.

On voit donc que le conditionnement du plumage prénuptial varie quelque peu selon les espèces : il semble bien être soumis en tout état de

cause à des influences endocriniennes, d'ordre génital et hypophysaire surtout, et peut-être nerveuses. La cause est sûrement complexe. Dans l'organisme d'un être supérieur comme l'Oiseau, aucun organe ne peut avoir d'action absolument indépendante : il exerce toujours une influence plus ou moins marquée sur d'autres organes. Ne voit-on pas, par exemple, que les attitudes et comportement de la parade nuptiale, déterminés par des réactions génitales et psychiques, semblent avoir une influence excitante sur l'hypophyse, celle-ci agissant à son tour sur les glandes génitales ? A ce cycle, les centres nerveux prennent certainement une large part aussi.

On peut donc supposer par analogie que le plumage prénuptial du Gobemouches noir est conditionné par des influences endocriniennes, et parmi celles-ci peut-être testiculaires, et vraisemblablement nerveuses, alors que les mues sont sous la dépendance de la rupture d'un équilibre hormonal et probablement nerveux aussi.

Il importe de souligner que, quel que soit son type de coloration, « noir » ou « gris » (absolument féminin), le ♂ est soumis à la double mue annuelle, et la ♀ aussi. Il y a donc là un phénomène d'ordre spécifique, génétique.

Plusieurs questions se posent immédiatement :

Pourquoi le plumage de la ♀ est-il très sensiblement semblable d'apparence, qu'il soit prénuptial ou nuptial ?

Pourquoi, au cours de sa vie, le plumage nuptial du ♂ noircit-il avec les années ? pourquoi à l'âge de deux, trois ou quatre ans, un ♂ a-t-il un plumage plus noir, plus évolué, pour employer une expression favorite de Stresemann, qu'à l'âge d'un an ?

Pourquoi, en dépit des variations amenées par l'âge, certains ♂ sont-ils « gris », d'autres « noirs », beaucoup intermédiaires, et pourquoi aucune population n'est-elle homogène (ne présentant que des Oiseaux du même type de coloration) ?

IV

PLUMAGE FÉMININ. RAISONS DE SON APPARENCE

Il s'agit là d'un phénomène d'ordre général chez toutes les espèces à dimorphisme sexuel, qu'elles aient une ou plusieurs mues par an. Il a donc été bien étudié.

Il apparaît que l'ovaire est responsable de l'apparence (forme, dessin, coloration des plumes) du plumage féminin, de par l'action chalonique de la folliculine qu'il produit. Des injections de folliculine à des mâles ont provoqué l'apparition de plumages féminins ou prope-féminins, cependant que l'ablation totale des ovaires faisait chez certaines espèces apparaître le plumage spécifique, différent du féminin. Les cas de gynandromorphisme pathologique ou sénile relèvent de la même cause : ovaire devenu non

fonctionnel. L'ovaire (1) produit donc une chalone inhibant le plumage spécifique plus ou moins complètement, selon l'action qui lui est accordée par les facteurs génétiques, ceux-ci agissant pour délimiter étroitement la zone d'action des hormones sexuelles. Il apparaît, en effet, que, chez certaines espèces comme *Passer domesticus*, notre Moineau des villes, les caractères des plumages ♂ ou ♀ sont dominés par des facteurs génétiques : la castration ou des injections hormonales ne produisent pas grand effet ; cependant le dimorphisme sexuel est net, et il est vraisemblable que le plumage spécifique est celui du ♂ ; nous pouvons le déduire par analogie en voyant le plumage de l'espèce si voisine du Moineau friquet *Passer montanus*, où le dimorphisme sexuel n'existe pour ainsi dire pas. De même, les cas d'asymétrie latérale chez certains Oiseaux, aspect mâle à droite, femelle à gauche, relèvent aussi de l'action de facteurs génétiques ; une hormone libérée agirait aussi bien à droite qu'à gauche, si les facteurs génétiques ne venaient pas compliquer le problème.

En ce qui concerne le Gobe-mouches noir, je crois qu'on peut penser que la chalone ovarienne est responsable en fait de l'apparence brune du plumage nuptial, qui semble être inhibé. Mais pourquoi l'est-il chez la femelle et pas chez le mâle ? C'est que, si le testicule ayant atteint sa maturité produit de la chalone dont l'action est exactement semblable à celle de la chalone féminine, il en produit nettement moins. L'action chalonique du testicule n'arrive donc pas à inhiber le plumage comme celle de l'ovaire à l'époque du conditionnement du plumage nuptial.

V

VARIATIONS DU PLUMAGE NUPTIAL MALE SELON L'AGE

Chez un grand nombre d'espèces d'Oiseaux, le mâle n'atteint pas dès sa première année à la plénitude et à la beauté complète de son plumage nuptial. Il y a à cela deux raisons : la mue juvéno-prénuptiale ne touche généralement pas un certain nombre de plumes qui demeurent depuis le plumage juvénile, et qui, de par leur texture, forme, dessin et coloris diffèrent de celles de l'Oiseau adulte : c'est ainsi que les rémiges, généralement parmi les plumes conservées, si elles sont normalement noires chez l'adulte, apparaissent brunes par suite de l'altération subie, dans un plumage juvéno-annuel ou juvéno-nuptial usé (Cf. les espèces du genre *Œnanthe*, où la différence est frappante) ; en outre ces plumes conservées du plumage précédent, juvénile ou prénuptial, sont souvent en nombre nettement plus grand chez le jeune Oiseau que chez l'adulte, la mue prénuptiale chez celui-ci étant plus étendue.

(1) Selon Benoit, ce serait les cellules interstitielles de l'ovaire qui produiraient la chalone. On a vu plus haut aussi que, chez les Veuves, un fléchissement de l'activité hypophysaire produit le même effet.

La seconde raison, c'est que les plumes nouvelles du plumage nuptial sont parfois moins belles chez l'Oiseau jeune que chez l'adulte.

Tant que l'Oiseau est immature, les recherches ont prouvé qu'il n'a pas de chance d'atteindre le complet développement de son plumage annuel ou nuptial. Van Oordt a même cherché s'il y avait un rapport étroit entre l'état du plumage nuptial et la maturité des gonades chez les Limicolés (*Arenaria interpres* et *Calidris canutus*) durant leur première année, ces Oiseaux étant hors de leurs lieux de reproduction en pleine période de nidification et n'étant pas capables de se reproduire. Il a constaté, de même que Verwey, l'existence dans ce premier plumage nuptial de plumes prénuptiales ou semblables d'apparence et de plumes intermédiaires chez les mâles, cependant qu'une femelle montrait en outre quelques plumes vraiment nuptiales (*Calidris canutus*). Mais Verwey a justement relevé qu'il était trop simple d'espérer une relation directe entre la maturité sexuelle et l'apparition du plumage nuptial et qu'il s'agissait d'un phénomène physiologique très complexe. Il est acquis, néanmoins, que les plumages nuptiaux portés en état d'immaturité sexuelle se présentent généralement comme des plumages plus ou moins intermédiaires. Ceux-ci sont parfois portés plusieurs années, comme chez les Laridés de grande taille, avec une progression graduelle chaque année vers le plumage de l'adulte. Et celui-ci est quelquefois atteint sans que l'oiseau niche pour cela, bien qu'il paraisse être en état de maturité sexuelle.

Mais il arrive que cette maturité est atteinte alors que le plumage de l'Oiseau est un plumage juvénile (*Accipiter gentilis*) ou un intermédiaire (*Falco tinnunculus*, *vespertinus*). Chez ces espèces, le plumage porté au moment de la première reproduction a été acquis bien antérieurement, puisqu'il s'agit du plumage juvénile en tout ou partie, dont le conditionnement s'est fait sous une influence chalonique endocrinienne (1). Cependant pourquoi, chez *Falco tinnunculus*, le premier plumage annuel est-il obtenu par une mue souvent incomplète et pourquoi des nouvelles plumes mâles portent-elles encore certains caractères féminins, comme les barres brunes sur la queue, ou le dessus de la tête plus ou moins roux ? Il existe en outre à cet âge, chez le mâle, une grande variabilité individuelle. Le conditionnement de son plumage ne serait donc pas sous la dépendance exclusive de facteurs génitaux, mais, comme nous l'avons vu pour le plumage prénuptial d'autres espèces, sous la dépendance d'un équilibre de facteurs où l'influence génétique se fait plus ou moins sentir. Naturellement, cet équilibre est efficient au moment du conditionnement du plumage ; il n'est peut-être pas exactement le même au moment de l'extériorisation du plumage par la mue. Caridroit a déterminé à peu près les deux époques chez le Canard col-vert : il est vraisemblable que chaque

(1) Il est possible que cette chalone soit produite par la gonade immature. Il est vraisemblable que le plumage juvénile est conditionné par l'influence conjuguée de plusieurs glandes, telles que l'hypophyse, ainsi peut-être que par une influence nerveuse. Les expériences de Cavazza semblent avoir montré que la castration n'affecte pas la croissance et le conditionnement des plumes du plumage juvénile de poussins de Canard col-vert.

espèce a les siennes propres, que l'on ne pourrait découvrir que par des expériences.

Ces principes étant posés, on peut comprendre pourquoi le Gobe-mouches noir mâle, dans son plumage juvéno-nuptial, se présente avec un plumage moins beau, moins noir que l'année suivante dans son plumage nuptial. Tout un ensemble de facteurs, la plupart inconnus, l'influence des gonades étant cependant des plus vraisemblables, comme l'influence nerveuse aussi, sont intervenus pour limiter la mue prénuptiale (d'où conservation en nombre important de plumes grises au croupion), et pour ne pas permettre la formation d'autant de mélanines dans les plumes, ou même pour amener la formation de mélanines un peu différentes de celles de l'adulte (phéomélanines au lieu d'eumélanines).

Il est moins aisé de comprendre pourquoi l'Oiseau, à chaque mue prénuptiale, peut ainsi foncer et devenir plus noir durant plusieurs années, jusqu'à trois et quatre ans, comme nous l'ont appris les résultats des baguages de Trettau et Merkel ; la progression vers la coloration foncée peut être décelée chaque année, cas le plus fréquent, semble-t-il, ou bien n'être sensible ni la troisième, ni la quatrième année, mais bien la cinquième, les premières années étant inconnues (sujet n° 9 de Trettau et Merkel). Il est à remarquer que les Oiseaux suivis par ces auteurs étaient des nidificateurs : trois nichèrent dès l'âge d'un an, et sept (dont ces trois) furent retrouvés nicheurs à deux ans (1). La maturité sexuelle était donc atteinte, et cependant le plumage continua à noircir à la mue prénuptiale suivante. L'influence sexuelle a dû jouer à plein dès la seconde année. Mais, chez les Oiseaux, on constate des faits analogues pour maintes espèces : les très vieux mâles ont en général un plumage plus beau, un coloris plus accentué ou des plumes ornementales plus longues que ceux, qui ayant juste atteint leur maturité sexuelle, portent le plumage nuptial caractéristique de l'espèce ; la coloration de certaines parties nues comme les pieds peut changer aussi quelque peu avec l'âge. Faut-il penser que le testicule élabore un peu plus de chalone quand il est jeune, quoique tout à fait fonctionnel, que lorsqu'il a une ou quelques années de plus ? Nous n'en savons rien, mais le fait n'est pas invraisemblable. On peut penser aussi à l'action-chalone d'une autre glande, telle que la surrénale, ou à l'action-chalone d'un ensemble de facteurs, où le système nerveux joue peut-être un rôle. Quoi qu'il en soit, il apparaît que les potentialités génétiques de l'Oiseau ne peuvent se manifester en leur entier qu'à un âge assez avancé ; elles sont donc jusque-là bloquées en partie. Mais le déblocage est-il dû uniquement à la suppression d'une action chalone ? Il pourrait être dû à la libération d'une action hormone mélanisante, et l'on pense à l'hypophyse, mieux encore à la thyroïde, en ce qui concerne le Gobe-mouches noir.

(1) Remarquons, en passant, que Trettau et Merkel se demandent si tous les Oiseaux se reproduisent à l'âge d'un an, les ♂ de cet âge-ci ne représentant que 34,5 p. 100 des nicheurs ; ceux de deux ans, 31 p. 100 ; par contre, le pourcentage des ♀ est de 42,3 p. 100 et de 33,3 respectivement.

VI

TYPE « GRIS » DU PLUMAGE NUPTIAL MALE CAUSES POSSIBLES DE SON EXISTENCE

Quand j'ai commencé à étudier la question des différents types de coloration du plumage nuptial mâle chez le Gobe-mouches noir, j'ai pensé à une influence directe humorale individuelle pour expliquer la variabilité extraordinaire constatée individuellement. Plus le plumage aurait été « gris », plus il aurait été inhibé par une chalone d'origine testiculaire, agissant au moment de la mue prénuptiale. A une évolution sexuelle précoce et à une mue tardive aurait correspondu un type de plumage inhibé ; dans le cas inverse, le plumage eût été noir ; enfin, intermédiaire dans le cas de simultanéité des deux phénomènes, avec toutes les combinaisons possibles selon l'avance ou le retard de l'un des deux. C'est peut-être à cette hypothèse que pensaient Laurent et Mouillard quand ils écrivirent avoir constaté chez des migrateurs de printemps des Vosges que les testicules des ♂ noirs étaient beaucoup moins développés que ceux des ♂ gris. Je dois dire à cet égard que l'examen macroscopique des testicules de 22 ♂ recueillis en Lyonnais, en avril et mai 1941, ne m'a pas donné de résultats probants : la seule tendance que j'ai pu déceler a été que les jeunes Oiseaux étaient plutôt favorisés pour la grosseur des testicules par rapport aux adultes, constatation curieuse, peut-être due au hasard. Mais le facteur géographique, qui m'était inconnu, jouait certainement. Plus l'Oiseau niche dans une région froide, plus il se reproduit tard, et l'évolution de ses gonades a lieu également plus tard. Ainsi on peut penser que les Oiseaux du type gris nichant en Europe centrale subissent plus tôt que les scandinaves du type noir l'hypertrophie de leurs testicules. Mais nous ignorons absolument si la mue prénuptiale se passe à la même époque pour eux, ou s'il y a une différence à cet égard entre les diverses populations européennes, africaines et asiatiques. Au surplus, l'hypothèse de l'explication purement individuelle et humorale ne tient pas, dès lors que l'on sait que le type gris domine dans une région et le type noir dans d'autres. Les recherches sur la variabilité géographique de l'espèce de Drost, Dunajewski, Schilling, Trettau et Merkel, amènent forcément à concevoir une autre hypothèse, celle d'une mutation. Mais quel est le mutant, le type noir ou le type gris ?

Je crois que c'est le type gris, et voici pourquoi :

Il existe une espèce de Gobe-mouches extrêmement voisine de *Muscicapa hypoleuca* : c'est *Muscicapa albicollis* Temminck. Leur parenté ressort de leur aspect presque identique en plumage prénuptial mâle et assez semblable en plumage nuptial mâle, *albicollis* représentant la tendance la plus accentuée à la coloration pie, blanche et noire, avec le collier blanc, un miroir blanc sur l'aile et une tache frontale blanche plus larges ; les ♀ sont à peu près semblables chez les deux espèces. Leur parenté est telle

que l'accord n'est pas fait sur la position systématique de la race *semitorquata*, que d'aucuns rapportent à *hypoleuca* et d'autres à *albicollis*. En outre, *albicollis* présente une variabilité de coloration du plumage nuptial mâle parallèle à celle d'*hypoleuca* et presque de même amplitude, quoique infiniment moins fréquente, les types étant « noirs » la plupart du temps ; il est possible que les petites variations du type noir soient dues à l'âge en grande partie. Cette question n'a pas été spécialement étudiée.

Il n'est pas douteux que, si *albicollis* ne cohabitait avec *hypoleuca* sans s'hybrider, et si chaque forme avait une aire de distribution nettement séparée, on aurait tendance à les considérer comme races géographiques d'une même espèce, en tout cas comme vicariants géographiques.

L'ancêtre *ante-hypoleuca-albicollis* a donc par mutation donné naissance aux deux espèces voisines : *hypoleuca* et *albicollis*. C'est ce qui m'autorise à dire que le plumage noir porté par les ♂ d'*hypoleuca* est le plumage génétiquement spécifique, les autres, féminins et prénuptiaux, étant inhibés.

Je ne crois pas que l'on puisse arguer du fait que le plumage juvénile chez *albicollis* et *hypoleuca* soit gris pour penser qu'il représente la forme primitive de l'ancêtre *ante-hypoleuca-albicollis*, car nous n'en savons rien du tout ; nous avons lieu de croire, au contraire, que ce plumage juvénile est un plumage inhibé. Et nous n'avons que deux certitudes, la parenté proche, certaine, d'*albicollis* et d'*hypoleuca*, et le fait que leur plumage génétique mâle est un plumage pie. C'est pourquoi j'estime que nous ne devons pas nous lancer dans des hypothèses sans fondement d'origine lointaine, et que nous devons nous borner aux faits que nous pouvons saisir. D'après eux, je pense que les mâles gris d'*hypoleuca* sont des mutants.

Ces mutants paraissent bien constituer une race physiologique à aspect différent du type normal. Nous ne savons pas comment a pu naître cette race physiologique : a-t-elle été, à un moment donné, isolée géographiquement du reste des populations d'*hypoleuca*, ce qui aurait permis à la sélection de favoriser les mutants qui apparaissaient et d'éliminer les Oiseaux de type normal ? Rien ne permet de le penser, et nous ne possédons aucune base laissant imaginer, à une époque quelconque, un isolement géographique ou écologique.

VII

CARACTÈRES DE LA RACE MUTANTE « MUSCIPETA »

Ce qui caractérise donc l'aspect phénotypique de cette race, c'est le plumage nuptial du mâle, presque semblable à celui de la femelle. Il s'en distingue cependant : par la présence, généralement à l'état de vestige, et encore non constante, de la tache blanche frontale, caractère oscillant, souvent de façon parallèle, parfois indépendamment des autres ;

Par la plus grande étendue du miroir de l'aile, caractère également légèrement oscillant ;

Par la teinte foncée plus prononcée des ailes et de la queue, par le noir plus prononcé et plus étendu sur les sus-caudales.

Sur quoi a pu porter la mutation ?

Je pense que c'est sur la sensibilité génétique du plumage à des influences endocriniennes et peut-être nerveuses.

Champy (1935) a exposé la notion de la sensibilité génétique du plumage à la chalone et des mutations qu'elle peut subir par expérimentation. La notion de la sensibilité génétique peut être considérée comme ayant une application quasi universelle : un organisme quelconque subit, au cours de sa vie, l'action de facteurs externes ou internes, par exemple de maladies ; il y réagit en rapport avec sa propre sensibilité de réception à l'égard de ces facteurs, sa sensibilité variant avec chaque facteur. Ces degrés de sensibilité font souvent partie du patrimoine héréditaire.

Champy a fait ressortir que la notion du « seuil » développée par Pezard n'était qu'un des aspects de celle de la sensibilité génétique, le seuil n'étant que le point à partir duquel la sensibilité réagit à l'action du facteur. Il a pu déterminer que chaque race de Coq a sa sensibilité propre du plumage à la chalone, que chaque espèce a des parties de plumage plus sensibles les unes que les autres, et que la sensibilité varie également dans une même plume selon ses différentes parties. Champy a proposé le terme d'apocrinones pour ces sensibles locales. Il a en outre insisté sur le fait que l'action d'une hormone sur le plumage agissait à partir du seuil, soit d'une façon très brutale, atteignant très rapidement l'effet maximum, soit d'une façon plus progressive, et il semble que ce soit les sensibles locales qui possèdent soit le caractère sténocorique (réaction rapide), soit le caractère bradycorique (terme proposé par Champy) (réaction plus lente). Une même plume peut réagir rapidement en ce qui concerne sa structure, lentement en ce qui concerne sa couleur. Les sensibles locales sont donc susceptibles de varier selon les races et d'exister en nombre important chez l'individu.

Enfin Champy a démontré que, chez les races de Coq d'aspect féminin ou gynoïde (Sebright par exemple), le caractère racial consiste dans une sensibilité élevée à la chalone, possédant donc un seuil bas ; la chalone testiculaire agit même à l'état adulte.

Ces notions sont très importantes et essentielles pour la compréhension de l'existence chez maintes espèces d'Oiseaux de plumages « évolués » ou « primitifs », singulièrement chez les Oiseaux de première année.

Quelles sont donc apparemment chez le Gobe-mouches noir les sensibles locales ?

La partie la plus sensible à l'influence grise est sans contexte le croupion, qui, sauf chez le type I (rare), est gris brun ou gris blanc. En seconde ligne vient le derrière du cou, débordant parfois sur le haut du dos. Le vertex est plus sensible que la région parotique ou les côtés du cou. Le milieu du dos est une des parties les moins sensibles ; le sont encore moins

le front, les rémiges postérieures, leurs grandes sus-alaires et les sus-caudales les plus petites, les sus-caudales postérieures, y compris les plus grandes, étant toujours réfractaires chez le ♂ et en partie chez la ♀; les plumes de la poitrine et des flancs ont une sensibilité moyenne. Remarquons que cette sensibilité n'est nullement égale, dans bien des cas, pour toutes les parties d'une seule région. Là aussi elle peut varier : il y a des rangées ou de petits groupes de plumes plus ou moins noires ou brunes, indiquant des variations très localisées de la sensible.

Si nous passons de la topographie du plumage à celle de la plume, nous constatons que les plumes de la tête et du manteau sont, chez les types intermédiaires, noires au centre, brunes sur les côtés et en bordure ; la sensibilité à l'influence brune est donc plus forte sur les côtés et en bordure de la plume qu'au centre.

Toutes ces constatations donnent l'impression de l'existence de sensibles locales. Que des mutations soient possibles sur ces sensibles, élevant ou abaissant leur seuil, Champy l'a démontré. Il y a souvent parallélisme entre l'élevation ou l'abaissement des seuils des diverses sensibles locales d'un individu, mais il y a parfois dissociation pour certaines sensibles, ce qui est la marque de phénomènes génétiques.

Or, nous ne pouvons qu'être frappés de la convergence de l'aspect du plumage prénuptial avec celui du plumage nuptial du mâle gynomorphe du type VII. Si nous admettons que le plumage prénuptial est sous la dépendance, pour son conditionnement, d'influences endocriniennes et probablement nerveuses, nous devons penser que le mâle gynomorphe les subit pour le conditionnement de son plumage nuptial à peu près au même degré. Sa sensibilité est donc plus élevée à l'égard de ses influences que celle du mâle noir « andromorphe », au moment du conditionnement de son plumage nuptial. Mais sa sensibilité doit *toujours* être plus élevée ; seulement la différence de sensibilité entre les deux types de mâles ne peut apparaître qu'au moment de la mue prénuptiale, puisque la sensibilité du mâle andromorphe est suffisante pour conditionner un plumage prénuptial semblable à celui du mâle gynomorphe.

Je pense donc que la race « grise » *muscipeta* est caractérisée par une mutation de sa sensibilité à des influences endocriniennes et probablement nerveuses, sensibilité qui est devenue plus grande que chez la race noire et blanche *hypoleuca*.

Relevons que le dimorphisme sexuel ne disparaît pas entièrement dans la race *muscipeta*. La mutation n'a affecté que le variant sexuel de toute une partie de la coloration du plumage, mais non pas de tout le plumage, non plus que de la taille, un peu inférieure chez la femelle.

Il apparaît donc que nous sommes en présence d'une bonne race, puisqu'elle semble avoir des caractères physiologiques distincts, que son phénotype est différent, et que ses caractères sont bien héréditaires, puisque cette race domine dans toute une région. Mais pourquoi n'y existe-t-elle pas à l'état pur ? Et pourquoi inversement maintes populations du type « pie » *hypoleuca* semblent-elles être mélangées de l'influence « grise » ?

VIII

HÉTÉROZYGOTIE DES INTERMÉDIAIRES

Il semble bien que l'existence de Gobe-mouches noirs de coloration intermédiaire soit due à une hétérozygotie très fréquente. On considère volontiers que la population d'une même espèce vivant librement dans la nature compte beaucoup d'hétérozygotes, un grand nombre d'individus étant porteurs de gênes de mutations (minimes parfois) qui nous échappent, ou bien de mutations récessives ; leur aspect reste cependant fondamentalement le même. Chez le Gobe-mouches noir, l'aspect est au contraire très varié.

Il est tout à fait normal que les populations brunes *muscipeta* n'étant pas isolées géographiquement des noires *hypoleuca*, et venant donc sur le pourtour de leur habitat au contact de celles-ci, produisent par croisement des hybrides de coloration intermédiaire : *muscipeta* × *hypoleuca*. Ces hétérozygotes ont comme caractéristique de posséder une coloration en mosaïque, avec des zones noires et des zones gris brun, tant sur le corps lui-même que souvent dans les plumes.

Le grand nombre des sensibles locales existant dans le plumage d'un individu explique la remarquable variété d'aspect présentée par les hybrides selon leur constitution génique tirée de deux patrimoines, dont le croisement peut fournir bien des combinaisons. On a donc ainsi des individus plus ou moins fortement panachés de gris brun ou de noir. Naturellement, ces caractères ne s'extériorisent que chez les ♂ en plumage nuptial, étant à l'état récessif dans le plumage prénuptial et chez les ♀.

Si l'on peut expliquer ainsi la variété d'aspect des hétérozygotes *muscipeta* × *hypoleuca*, il est moins aisé de comprendre pourquoi ces hétérozygotes sont si nombreux que peu d'homozygotes relativement semblent exister.

Lorsque deux formes non isolées sexuellement, mais distinguées seulement racialement, comme dans le cas qui nous occupe, ont leurs aires juxtaposées, il est absolument normal que, sur la zone de contact, se produisent de nombreuses hybridations ; cette zone de contact est plus ou moins large, mais elle laisse néanmoins nettement définie et perceptible l'aire d'habitat de chaque forme à l'état pur, phénotypiquement parlant.

Or, dans le cas du Gobe-mouches noir, l'homozygote noir (ou ce qui nous paraît en être un) semble être rare et, en tout cas, pas absolument bien localisé ; l'homozygote gris (ou qui nous semble tel) est plus fréquent, localisé à une zone, mais peut-être moins nombreux néanmoins que les individus de coloration intermédiaire. Il faut donc admettre que la mutation grise, plus vigoureuse ou mieux adaptée, s'est répandue sur une grande partie, sinon sur tout l'habitat d'*hypoleuca*, mais qu'elle n'est pas arrivée à constituer à l'état pur une population homogène, même là où elle est le plus fréquente.

Une explication de ce dernier fait peut résider dans l'hypothèse que l'homozygote *muscipeta* n'est pas viable, le facteur de coloration grise étant léthal à double dose, mais ceci n'est qu'une supposition ; on peut en penser autant d'ailleurs de l'homozygote noir. Seule l'expérimentation, toujours si difficile avec les Oiseaux, spécialement les Insectivores migrateurs comme ici, pourrait nous le dire avec certitude.

Mais, sans aller jusqu'à la conception de l'homozygote non viable, les mœurs de l'Oiseau expliquent pour une bonne part la fréquence des hétérozygotes.

Pour qu'une race se maintienne à l'état pur librement dans la nature, il faut qu'elle soit isolée, géographiquement ou écologiquement, des autres populations de la même espèce. Ces conditions se réalisent facilement en ce qui concerne les Oiseaux, quand il s'agit de sédentaires insulaires ; sur le continent, à moins de barrières vraiment efficaces, c'est déjà moins aisé, la faculté de déplacement de l'Oiseau, même quand il n'est pas migrateur, amenant ici des chances de mélange avec les populations voisines, spécialement à l'occasion de la dispersion des jeunes allant s'établir en dehors de leur localité d'origine ; cependant certains Oiseaux, très attachés à celle-ci, restent dans le voisinage immédiat.

Quand il s'agit d'Oiseaux migrateurs, les chances d'hybridation avec les populations voisines augmentent, certains individus pouvant être forcés de s'arrêter dans leur migration de retour hors de l'habitat normal de leur race ; mais, outre la rareté du cas, les hétérozygotes doivent être rapidement éliminés par les croisements répétés avec les homozygotes locaux, sans compter le jeu possible de la sélection, rejetant les moins bien adaptés ; cependant il ne faut pas trop compter sur la sélection.

Chez certains groupes d'Oiseaux, comme les Canards, les phénomènes d' « abmigration », pour employer le terme de L. Thomson, ne sont pas rares. Tel Canard né en Angleterre sera retrouvé l'année suivante nichant en Suède ou en Finlande. Non seulement il n'y a pas retour au lieu de naissance, mais il y a fondation d'un foyer à une grande distance. La panmixie est ici fortement prononcée et s'oppose à la formation de races géographiques.

Sans que ce phénomène soit aussi net, il semble que, chez le Gobe-mouches noir, on doive penser que la raison du nombre des individus de coloration intermédiaire réside dans le fait que la plupart des jeunes Oiseaux établissent leurs nids dans une autre région que celle qui les a vus naître.

Déjà j'avais constaté que, sur deux points en France, l'espèce ne s'était reproduite qu'occasionnellement : dans les Basses-Pyrénées en 1933 et en Orléanais en 1933 et 1934. Comment se fait-il que, les années suivantes, aucun Gobe-mouches noir n'ait été observé dans ces localités ? Il est peu vraisemblable que les individus nicheurs et tous leurs jeunes aient été anéantis. Spécialement dans le cas de l'Orléanais, le marquis de Tristan a observé deux années de suite la présence d'un couple dans un même coin de parc, et la seconde année ou les années suivantes n'en a noté

aucun autre établi dans la région ; les jeunes avaient donc été nicher relativement loin, et les parents désertèrent l'endroit la troisième année.

Drost et Schilling (1940), tout en soulignant la fidélité au pays natal démontrée par le baguage des jeunes Oiseaux, ont fait ressortir le « penchant notable » des jeunes à s'établir dans de nouvelles localités ; souvent celles-ci sont peu éloignées, et il y a seulement changement de cantonnement dans une même forêt (Krætzig); par contre, il a été aussi trouvé des Oiseaux de l'année précédente établis à plusieurs dizaines de kilomètres de leur lieu de naissance, parfois jusqu'à 102 et 150 kilomètres ; en outre, de vieux Oiseaux ont parfois changé de cantonnement, le nouveau se trouvant jusqu'à 30 kilomètres de l'ancien.

Ces données ont été confirmées par Creutz (1943), qui écrit « être fermement persuadé que les jeunes Gobe-mouches noirs ont tendance à s'établir pour leur première nichée à quelque distance de leur lieu de naissance ».

Ces changements dans les lieux de nidification expliquent que Trettau et Merkel n'ont trouvé, dans une localité déterminée, qu'une proportion faible et anormale de nidificateurs de première année. Nous sommes évidemment en face d'une espèce assez peu attachée à ses lieux d'origine, qui y revient à peu près, mais change volontiers de cantonnement pour nicher (1).

Ce fait provoque un mélange constant de populations, et, dès lors, nous pouvons concevoir que non seulement la zone de contact entre les deux races soit vaste et mal délimitée, mais encore, à la rigueur, pourquoi il y a tant d'hétérozygotes et si peu d'homozygotes *apparents*.

Il est encore une fois plus facile de comprendre la chose en ce qui concerne la race grise *muscipeta*, à aire de distribution relativement restreinte, donc plus facilement perméable aux nidificateurs erratiques, amenant ainsi une panmixie, que dans le cas des populations noires *hypoleuca*. Pour celles-ci, deux autres faits peuvent influer.

Tout d'abord, il n'y a jamais eu d'enquête très détaillée sur l'étendue de la variabilité des nidificateurs autochtones d'Angleterre, Scandinavie, Finlande, Russie, etc... Nous ne la connaissons donc pas de façon précise. Nous avons seulement l'indication vague de Witherby pour l'Angleterre, et les données mieux établies de Drost, que sont venues confirmer de façon générale les observations de Banzhaf, en ce qui concerne les régions scandinaves : pour les nidificateurs de Suède, Danemark et Héligoland, les adultes étaient des types I à V, III étant le plus grand nombre, ce qui confirme de façon générale que la panmixie existe dans ces régions, où évidemment le sang gris est injecté en proportion encore sensible. Mais il serait bien intéressant d'avoir des détails par localité. Je ne donne pas les résultats de Drost pour les Oiseaux de première année. Ils accusent forcément une tendance supérieure au type « gris ».

(1) La fidélité conjugale paraît être très rare : normalement, la composition des paires varie annuellement, selon les observations fondées sur le baguage de Trettau et Merkel.

De plus, nous savons qu'en une localité déterminée, en supposant que nous n'ayons affaire qu'à des homozygotes noirs, nous verrons néanmoins des Oiseaux de plusieurs types, étant donné le fait prouvé par TRETTAU et MERKEL de la variabilité « annuelle » manifestée par les ♂, sensible durant plusieurs années de leur vie, et qui est telle qu'un même ♂ se présente avec des aspects, en plumage nuptial, différents selon les années. La seule apparence phénotypique des types I à III, par exemple, répandus dans un même district, ne signifierait donc pas du tout qu'il y ait là des hétérozygotes, car tous ces Oiseaux, à un certain âge, pourraient peut-être être du type I. L'aspect phénotypique différent n'est donc pas à interpréter en tout cas comme une preuve d'hétérozygotie ; cependant il faut admettre qu'il tend à l'indiquer en cas de la présence simultanée en une même localité de types assez différents de coloration, par exemple I, II, et IV, V.

Je crois même que, dans toutes les régions où la variabilité des ♂ de *Muscicapa hypoleuca* paraît avoir une amplitude assez marquée, les vrais homozygotes doivent être rarissimes. Même des Oiseaux des types extrêmes I ou VII, donnant l'impression d'être de race pure, doivent souvent être des hétérozygotes, portant à l'état récessif des gènes de la race voisine. Les observations de BANZHAF sur les migrateurs de Baltique, les données de DROST sur les Oiseaux scandinaves confirment cette manière de voir : BANZHAF n'a noté que des Oiseaux intermédiaires, aucun des types I et VII ; DROST n'a pas trouvé de type VII chez les Scandinaves adultes. L'hétérozygotie serait donc là à peu près la règle, et les raisons d'ordre éthologique données ci-dessus ne suffisent pas à l'expliquer.

On peut penser alors que la panmixie, chez les populations noires *hypoleuca*, a pu être amenée par la production au milieu d'elles de mutants gris *muscipeta*, soit à une époque donnée en nombre considérable, ce qui ferait comprendre que l'hétérozygotie soit devenue la règle chez ces populations, soit de façon sporadique et occasionnelle mais continue encore actuellement, ce qui produirait à la longue les mêmes effets, pour peu que l'on suppose les mutants gris plus favorisés au point de vue physiologique ou biologique. Ainsi les hybridations locales et les changements territoriaux individuels amenant des croisements incessants avec ces mutants pourraient suffire à expliquer l'hétérozygotie si répandue dans l'espèce.

Il est certain, d'autre part, que celle-ci ne paraît pas être très stable dans sa composition génique. CREUTZ a relevé que des aberrations ou monstruosités sont « nombreuses » chez les jeunes Oiseaux : malformations des doigts ou même absence de certains ; mandibule supérieure ou inférieure anormalement courte ; bec croisé. Il est extrêmement intéressant de noter cette observation de CREUTZ, car on sait que les monstruosités sont soit des somations, soit des mutations, et il n'est pas invraisemblable de penser qu'un certain nombre de monstruosités constatées par CREUTZ étaient des mutations, ce qui montre l'instabilité génique des populations de sa région (Saxe).

On peut d'ailleurs supposer que, s'il y a actuellement encore production de nouveaux mutants *muscipeta* parmi les populations noires, ces mutations se faisant sur le degré de sensibilité du plumage peuvent ne pas aller jusqu'au degré extrême du type VII et en rester à un stade intermédiaire. Cependant, s'il en était ainsi, nous verrions probablement des dissociations dans les sensibles locales, bien plus importantes que celles que nous constatons aujourd'hui et qui sont dues à des caractères oscillants, ou aux combinaisons géniques possibles. C'est pourquoi l'hypothèse de la production de mutants *muscipeta* à une époque ancienne relativement a plus de vraisemblance.

Des raisons d'ordre géographique et historique interviendraient-elles ici ? Faudrait-il voir dans la colonisation relativement récente de toute une partie de l'Europe, après les époques de glaciation, une des causes des mélanges de sang entre populations noires et populations grises ? Il est possible que la colonisation de nouvelles régions, si elle s'est effectuée rapidement, ait favorisé l'existence d'hétérozygotes, mais je ne pense pas du tout à la scission en deux de l'aire de distribution de l'espèce au cours d'une période glaciaire, pour expliquer la formation d'une race grise. Outre qu'elle vit actuellement sur des points où a sévi la glaciation, les différences entre les races noires et grises seraient plus marquées et la panmixie infiniment moins prononcée : les hybridations, dans les cas de scission de l'aire due à la glaciation, se font souvent dans une zone de contact étroite. Au contraire, je crois plutôt que la mutation grise s'est produite relativement récemment par rapport aux époques glaciaires, ce qui expliquerait qu'elle n'est pas encore arrivée à dominer complètement dans une région, en dépit du fait qu'elle y est peut-être aidée par la sélection, ces mutants gris pouvant être favorisés physiquement soit au point de vue de la vigueur, soit de l'adaptation, ou encore biologiquement, leur aspect terne les faisant échapper davantage à leurs ennemis.

Il est extrêmement vraisemblable, en effet, que le mutant *muscipeta* possède des caractères adaptatifs quelque peu différents de ceux d'*hypoleuca*. L'influence de la sélection peut donc se faire sentir sur l'une et l'autre de ces populations pour favoriser un génotype ou pour éliminer l'autre. Nous pouvons ainsi comprendre pourquoi l'amplitude de la variation peut varier d'une région à une autre, et pourquoi ces hétérozygotes peuvent être parfois plus favorisés que les homozygotes sous le rapport de l'adaptation et de la sélection subséquente.

Les *résultats* suivants peuvent se dégager des recherches faites sur la physiologie et la génétique du Gobe-mouches noir.

Il existe chez les ♂ deux types extrêmes de coloration du plumage nuptial, l'un à parties supérieures noires, l'autre aux mêmes parties grises et brunes ; entre ces deux il y a toute une gamme de colorations intermédiaires. Ces divers plumages ont été catalogués I à VII par Drost. I (type le plus noir) n'a pas été trouvé dans les Oiseaux de première année. VII paraît bien être, de par sa ressemblance avec le plumage prénuptial

et son aspect gynoïde, un plumage inhibé. Il semble donc que l'on soit en face d'un mutant caractérisé par une sensibilité plus élevée du plumage à l'action des influences endocriniennes (chalone testiculaire en particulier) et peut-être nerveuses qui conditionnent le plumage prénuptial.

Ce mutant devient dominant dans toute une partie de l'Europe centrale et y est en train de constituer une race *muscipeta*. Cependant, dans l'aire de distribution où il domine, les populations ne sont pas homogènes. Elles ne le sont pas non plus dans toute une partie au moins de l'aire de distribution de la race *hypoleuca*.

Le grand nombre d'individus intermédiaires, qui excède de beaucoup, semble-t-il, dans certaines régions tout au moins, le nombre des individus paraissant de race pure, est dû à une hétérozygotie générale, résultant de croisements incessants de génotypes différents. Cette fréquence des mélanges de sang paraît avoir pour causes une certaine instabilité des individus à l'égard de leurs lieux d'origine, la production de mutants gris, soit autrefois soit encore actuellement, parmi les populations noires, enfin le jeu de la sélection qui peut être défavorable localement au maintien des génotypes I ou VII.

BIBLIOGRAPHIE

Banzhaf (N.). — Die Farbtypen-Zugehörigkeit der auf der Greifswalder Oie durchziehenden Trauerschnäpper-Männchen *Muscicapa hypoleuca* Pall. (*Vogelzug*, 1938, p. 94-96).

Beebe. — Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of color in Birds (*American Naturalist*, XLII, 1908, p. 34-38).

Benoit (J.). — Sur les conditions physiologiques relatives à la parure nuptiale périodique chez les Oiseaux (*C. R. Acad. Sc.*, CLXXIV, 1922, p. 701-704).

— Sur les variations quantitatives des tissus interstitiels glandulaires et non glandulaires dans le testicule des Oiseaux à activité sexuelle périodique (*C. R. Soc. Biol.*, LXXXVIII, 1923, p. 205-207).

— Action de la castration sur le plumage chez le Coq domestique (*C. R. Soc. Biol.*, XC, 1924, p. 450-453).

— Sur l'inhibition du plumage mâle chez des Poules ovariectomisées : origine probable de la chalone ovarienne (*C. R. Soc. Biol.*, XCVI, 1927, p. 793-796).

Caridroit (F.). — L'hérédité de la pigmentation dans la race Sebright (*C. R. Congr. Soc. sav.*, 1937, p. 211-213).

— Recherches expérimentales sur les rapports entre testicules, plumage d'éclipse et mues chez le Canard sauvage (*Trav. Stat. zool. Wimereux*, XIII, 1939, p. 47-67, fig.).

Caridroit (F.) et Régnier (V.). — Le déterminisme des caractères sexuels du Coq domestique et la loi du « tout ou rien » (*Archives de zoologie*, LXX, 1930, p. 33-44).

— Influence du système nerveux sur la forme et la pigmentation du plumage de la Poule domestique (*Revue scientifique*, 1941, p. 177-181).

Cavazza (F.). — Ricerche sperimentali sui caratteri sessuali secondari ed il dimorfismo stagionale di *Anas boscas* L. (*Arch. de zool.*, LXXIX, 1938, p. 409-461).

Champy (Ch.). — Recherches sur la parure de noces des Passereaux (*C. R. Soc. Biol.*, CXV, 1934, p. 1197-1199).

— Action des glandes génitales sur le plumage des Oiseaux (*C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, 1935, p. 326-328).

— Recherches sur l'action des glandes génitales sur le plumage des Oiseaux (*Arch. Anatomie microsc.*, XXXI, 1935, p. 145-270).

CHAMPY (CH.). — La sensibilité du plumage et la chalone, ses variations génétiques (*Bull. Biol. France-Belgique*, LXIX, 1935, p.439-473).
— Action chalonique de l'hormone mâle (*C. R. Soc. Biol.*, CXXII, 1936, p. 631-632).
— Effets chaloniques génitaux et extra-génitaux chez les mâles (*C. R. Soc. Biol.*, CXXVII, 1938, p. 375-378).
CHAMPY (CH.) et DEMAY (M.). — Quelques faits relatifs à l'action de la chalone des glandes génitales des Oiseaux (*C. R. Soc. Biol.*, CIX, 1932, p. 855-857).
CREUTZ (G.). — Die Brutbiologie des Trauerfliegenschnäppers (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) (*Ber. Vereins. Schlesischer Orn.*, 1943, I-IV, tiré à part p. 1-10).
DROST (R.). — Ueber das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger (*Vogelzug*, 1936, p. 179-186).
DROST (R.) et SCHILLING (L.). — Ueber den Zug des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa hypoleuca* Pall. (*Vogelzug*, 1940, p. 71-85).
DUNAJEWSKI (A.). — Beitrag zur individuellen und geographischen Farbenvariation des Trauerfliegenfängers [*Ficedula hypoleuca* (Pall.)] (*Acta Orn. Mus. Zool. Polonici*, XVIII, 1938).
HALLER (W.). — Ausgefärbte Männchen des Trauerfliegenfängers, *Ficedula hypoleuca*, brüten in der Schweiz (*Die Vögel der Heimat*, VI, 1935, p. 8-10).
HARTERT (E.). — Die Vögel der paläarktischen Fauna, I, et Ergänzungsband.
LAURENT (G.) et MOUILLARD (B.). — Les Oiseaux de la région de Saint-Dié. Liste des Oiseaux capturés et observés au cours de vingt années 1918-1938 (*Alauda*, 1939, p. 152).
NIETHAMMER (G.). — Handbuch der deutschen Vogelkunde, I, 1937.
NÖHRING (R.). — Ueber Gefangenschaftsbruten des Trauerschnäppers (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) (*Journal für Ornithologie*, 1943, p. 329-340).
OORDT (G. J. VAN). — Studies on the Gonads of Summering Birds. I-II. The Knot and the Turnstone [*Tijdschr. ned. dierk. Ver.* (3), I, 1928, p. 25-30]. — III. Das Verhältnis zwischen dem mikroskopischen Bau der Gonaden übersommern der Schnepfenvögel (*Calidris canutus*, *Calidris alpina* und *Arenaria interpres*) und dem Federkleid (*Zeits. f. mikros.-anatom. Forschung*, XXV, 3/4, 1931, p. 539-560).
OORDT (G. J. VAN) et JUNGE (G. C. A.). — Die hormonale Wirkung des Hodens auf Federkleid und Farbe des Schnabels und der Füsse bei der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) (*Zoolog. Anzeiger*, XCI, 1/4, 1930, p. 1-7).
— The Relation between the Gonads and the secondary sexual Characters in the Ruff (*Philomachus pugnax*) (*Bull. Soc. de Biol. de Lettonie*, IV, 1934, p. 141-145).
PARHON (C.-I.) et PARHON (CONS.). — Sur l'involution estivale des caractères sexuels secondaires du plumage chez le Canard mâle et sur les modifications parallèles du testicule chez le même animal (*C. R. Soc. Biologie*, LXXXVII, 1922, p. 1227-1229).
PÉZARD (A.). — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. Du rôle endocrine des glandes génitales (*Bull. biol. France-Belgique*, LII, 1918, p. 1-176).
PÉZARD, SAND et CARIDROIT. — Une notion nouvelle : l'existence d'un seuil différentiel racial dans certains complexes hybrides des Gallinacées (*C. R. Soc. Biol.*, XCII, 1925, p. 566-568).
RÉGNIER (V.). — Hormone ovarienne et caractères raciaux du plumage chez le Coq et la Poule domestique. Étude de génétique expérimentale (*Bull. Biol. France-Belgique*, suppl. 22, 1937).
STRESEMANN (E.). — Avifauna macedonica, 1920, p. 120 et 121.
— Zeitpunkt und Verlauf der Mauser bei einigen Entenarten (*Journal für Ornithologie*, 1940, p. 288-333).
TALLENT (V. K.). — Eclipse Plumage in the Mallard (*Nature*, London, 1931, CXXVIII, p. 672-673).
TRETTAU (W.) et MERKEL (F.). — Ergebnisse einer Planberingung des Trauerfliegenfängers (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) in Schlesien (*Vogelzug*, 1943, p. 77-90).
VILTER (V.). — Action de l'hormone thyroïdienne sur la pigmentation des Oiseaux (*C. R. Soc. Biol.*, CXVII, 1934, p. 330-334).

VILTER (V.). — La nature sympathique de l'inhibition de la mélanogenèse chez les Oiseaux (*C. R. Soc. Biol.*, CXVII, 1934, p. 425-427).

VERWEY (J.). — Geschlechtsreife und Prachtkleid des Vögel. « Zwischenkleid » von *Rissa Tridactyla* L. [*Zool. Jahrbücher* (Abt. 3), XLIII, 1926, p. 209-222]. — II. Zwischenkleid von *Uria aalge* L. (*Zool. Anzeiger*, LXXI, 1927, p. 1-4). — Maturity and Breeding Dress in Birds. III-IV. The Plumages of *Tringa canutus* L. and *Tringa crassirostris* Temm. and Schlegel (*Zoöl. Mededeelingen*, Leiden, X, 1927, p. 158-183). — Geschlechtsreife und Prachtkleid des Vögel. V. Geschlechtsreife Prachtkleid und Mauser, besonders bei einjährigen *Calidris canutus* (L.) (*Journ. für Orn.*, Festschrift Hartert, LXXVIII, 1930, p. 234-245).

WALTON (A.). — On the eclipse plumage of the Mallard (*Anas platyrhynchos*) (*Journ. exp. Biol.*, XIV, 1937, p. 440-447).

WITHERBY (H. F.). — The Handbook of British Birds, I, 1938.

WITSCHI (E.). — Seasonal sex characters in birds and their hormonal control (*Wilson Bulletin*, XLVII, 1935, p. 177-178).

— Effects on gonadotropic and estrogenic hormones on regenerating feathers of Weaver finches (*Pyromelana franciscana*) (*Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, XXXV, 1936, p. 484-489).

— Secondary sex-characters in birds and their bearing on the theory of evolution (*Scientia*, November 1936).

— Hormonal control of seasonal phenomena in birds (*C. R. IX*e *Congrès ornithologique international*, Rouen, 1938, p. 431-435).

UN CRAPAUD VIVIPARE D'AFRIQUE OCCIDENTALE *NECTOPHRYNOIDES OCCIDENTALIS* ANGEL

Par F. ANGEL et M. LAMOTTE

Le *Nectophrynoides occidentalis* Angel est un Bufonide d'Afrique occidentale que nous avons découvert lors d'une récente mission en Haute-Guinée (1). L'intérêt très remarquable que présente le mode de vie de cette nouvelle espèce, et tout particulièrement son développement vivipare et sa reproduction, que certaines données permettent de supposer de nature parthénogénétique, mérite, croyons-nous, une étude plus poussée que la description préliminaire qui en a été précédemment donnée (2).

I. — Données écologiques.

Provenance. — Tous les animaux étudiés proviennent du mont Nimba, ensemble montagneux de quelques dizaines de kilomètres carrés seulement, situé en Guinée française à la frontière du Libéria et de la Côte d'Ivoire. Plus précisément, ils ont été recueillis surtout dans la prairie de montagne qui couvre les crêtes au-dessus de 1 200 mètres. Il s'agit d'une prairie de Graminées assez basses, de type subalpin tropical, poussant sur un sol pauvre et très peu épais.

Caractère du milieu. — En saison sèche, de décembre à février, la température peut y descendre à 12° C. durant la nuit et atteint 27° durant le jour ; les variations de l'état hygrométrique de l'air sont importantes et très rapides, le degré hygrométrique pouvant s'abaisser à 30 p. 100, puis remonter brusquement à 100 p. 100 avec le brouillard du soir. En saison des pluies, au contraire, où les journées sont souvent sans soleil par suite d'un brouillard compact persistant, les écarts de température sont de quelques degrés à peine, et le degré hygrométrique de l'air se maintient constamment voisin de la saturation. Par suite de la pente presque toujours très accentuée, il n'existe dans cette prairie, même pendant les pluies, aucune mare ni aucun ruisseau d'importance ; mais les

(1) Mission Lamotte, janvier 1942-juillet 1942.

(2) Angel, Description d'un nouvel Amphibien Anoure de la Haute-Guinée française (*Bulletin du Muséum*, 2e série, t. XV, n° 4, 1943, p. 167).

condensations nocturnes sont toujours abondantes et, chaque matin, les herbes sont mouillées, même en saison sèche.

Localisation de l'espèce. — Des conditions de milieu aussi spéciales ne se retrouvent guère ailleurs en Afrique occidentale : elles sont propres aux quelques kilomètres carrés situés dans le massif du Nimba au-dessus de la zone de forêt. Ainsi peut s'expliquer la très stricte localisation du *Nectophrynoides occidentalis* Angel, qu'on ne retrouve pas dans les savanes de plaines avoisinantes, alors qu'elle abonde dans les prairies des crêtes. Une aire de répartition aussi réduite, formant comme un îlot dans un continent, est bien remarquable pour un Batracien Anoure terrestre parfaitement capable de se déplacer ; elle est un bel exemple d'une étroite adaptation à un milieu particulier.

Il convient d'ajouter que les espèces d'une autre famille (Ranidés), d'apparence presque semblable, qui sont très communes dans la savane, des *Arthroleptis* essentiellement, manquent dans la prairie d'altitude où les *Nectophrynoides* sont presque les seuls Batraciens.

C'est en saison de pluies, de mars à novembre, qu'on les rencontre en grand nombre ; ils déambulent dans la prairie à travers les herbes humides, aussi bien pendant le jour que pendant la nuit, à la recherche de leur nourriture.

Nourriture. — Celle-ci consiste en tous les petits Insectes, Myriapodes, Arachnides, qui peuplent la prairie à la saison des pluies. Dans l'estomac, on trouve essentiellement des Fourmis, de petits Coléoptères (Coccinelles, Carabiques), des Araignées (Lycosides et Salticides), des Cloportes et des Iules. Il est à remarquer que les Insectes ailés, Diptères et Hyménoptères, sont pratiquement absents de ce menu, au contraire de ceux de la plupart des Anoures ; c'est qu'ils sont rares dans la faune de la prairie, trop éventée.

Reproduction par viviparité. — Les exemplaires recueillis, au nombre d'une trentaine, sont tous femelles. La plupart portent dans leur abdomen des jeunes en cours de développement, au nombre de 4 à 17 ; dans une même mère, tous les jeunes se trouvent au même stade, mais plusieurs animaux capturés à la même époque permettent d'obtenir les différents stades. Deux individus seulement ont été trouvés avec des oviductes vides et des ovules non encore développés dans l'ovaire.

Le *Nectophrynoides* est donc un animal vivipare — fait extrêmement rare dans le groupe des Batraciens Anoures. Les jeunes effectuent tout leur développement, en particulier leurs métamorphoses, dans l'organisme maternel. Ils naissent à un stade Crapaud ne différant de l'adulte que par la taille ; ils sont d'ailleurs alors relativement gros, puisque leur longueur à la naissance atteint, chez certains d'entre eux, les deux cinquièmes de celle de la mère.

Cette viviparité si remarquable semble une réponse aux exigences du

milieu dont les conditions sont particulièrement impropres au développement des Batraciens ; et, de fait, le *Nectophrynoides* y est la seule espèce de ce groupe pourtant si bien représenté en plaine.

Parmi les individus recueillis en fin avril et en juin se trouvent des jeunes à tous les stades : on peut en conclure que les naissances s'échelonnent tout au long de la saison de pluies, où leur nombre croît d'avril

Fig. 1. — Répartition du genre *Nectophrynoides*.
▽ Mt Nimba, où vit *Nectophrynoides occidentalis*.
▼ Mts Uluguru et Usambara, où vivent *Nectophrynoides vivipara* et *Tornieri*.

à juin et semble ensuite rester stationnaire. La période de reproduction de cette espèce est donc fort longue, puisqu'elle représente près des trois quarts de l'année. En saison sèche, on ne rencontre pratiquement aucun *Nectophrynoides* ; ils pratiquent probablement une sorte d'estivation, en attendant les premières pluies qui arrivent à la mi-mars.

Espèces voisines. — Deux espèces d'Afrique orientale appartenant au même genre sont également vivipares et présentent des caractères de développement assez voisins. Ce sont les *Nectophrynoides Tornieri* (Roux) et *N. vivipara* (Tornier) des monts Uluguru et Usambara (territoire du Tanganyika). Outre les différences morphologiques avec le *N. occidentalis* Angel, ces deux espèces possèdent des mâles en quantité presque égale à celle des femelles et dont le mode de vie est identique.

Également localisés dans des massifs montagneux bien délimités — de plus vaste étendue toutefois que le massif du Nimba — les *N. Tornieri* et *N. vivipara* ont des habitats qui diffèrent quelque peu de la prairie de montagne où vit *N. occidentalis* ; ils se rencontrent aussi bien en forêt sous les troncs et les feuilles que sur les gazons, et souvent, d'après Barbour et Loveridge, dans les tiges de Bambous sectionnées par les indigènes, où reste dans les entre-nœuds une certaine quantité d'eau.

Répartition du genre. — Il n'est pas sans intérêt de remarquer la curieuse répartition géographique du genre *Nectophrynoides* (fig. 1). Les trois espèces, assez voisines, sont spéciales à des massifs montagneux ; deux d'entre elles proviennent de monts d'Afrique orientale, l'autre d'une montagne d'Afrique occidentale. Cette aire de répartition si discontinue, constituée par trois petits massifs séparés par d'immenses étendues, véritable répartition insulaire au milieu d'un continent, rappelle la répartition d'animaux endogés ou cavernicoles. C'est une répartition d'espèces reliques, témoignant d'une ancienne aire beaucoup plus vaste qu'occupait le genre *Nectophrynoides*, aire prenant en écharpe toute l'Afrique tropicale de la Guinée au Tanganyika. C'est, en tout cas, une preuve nouvelle des affinités des diverses faunes montagnardes de l'Afrique tropicale, affinités que confirment bien d'autres genres et espèces de groupes très divers.

II. — Étude de l'adulte.

Remarques sur le genre « Nectophrynoides ». — L'espèce que nous considérons dans ce travail appartient au groupe des Anoures arcifères procœles et plus précisément à la famille des Bufonidés.

Ce n'est pas sans hésitation que nous avons désigné sous le nom générique de *Nectophrynoides* cette nouvelle forme de Bufonidé. Ce terme a remplacé, dans la littérature, celui de *Nectophryne* qui lui fut donné par Roux (1906) lorsqu'il décrivit l'espèce *Tornieri*. Auparavant, Tornier (1905), en décrivant la forme *vivipara*, la rapportait au genre *Pseudophryne*, dont les autres représentants n'étaient jusqu'alors connus que de l'Australie.

La présence en Afrique orientale de représentants du genre *Pseudophryne* ne parut pas vraisemblable à Boulenger : il émit l'opinion (1910) que le *Pseudophryne vivipara* « pourrait bien être un *Nectophryne* ».

Nieden (1915) étudia à nouveau le problème et, ayant comparé les caractères de l'espèce de Tornier avec ceux des genres *Nectophryne* et *Pseudophryne*, reprit et maintint la dénomination de *Pseudophryne vivipara* telle que l'avait adoptée ce dernier. Il envisageait, en outre, la réunion possible des deux genres sous le seul nom de *Pseudophryne*.

En 1926, Noble proposa le nom de *Nectophrynoides* pour désigner l'espèce *Tornieri* et, en 1931, assigna provisoirement au même genre l'espèce *vivipara*.

Or, il se trouve que l'espèce, objet de l'étude présente, montre également les caractères reconnus au genre *Pseudophryne* et présentés par *Ps. vivipara*, c'est-à-dire particulièrement l'absence d'omosternum, les phalanges terminales simples, les doigts libres à extrémité non dilatée, tandis que le genre *Nectophrynoides*, caractérisé par Noble, montre un omosternum présent et les phalanges terminales en forme de T.

Le manque de matériel de comparaison, joint à la répartition particulière actuellement connue du genre *Pseudophryne*, qui, nous l'avons dit, embrasse l'Australie, la reproduction vivipare de notre échantillon, nous ont incités à conserver provisoirement le nom de *Nectophrynoides* pour les trois espèces qui, présentant le même mode de reproduction, se retrouvent sur le même continent. Mais nous sommes convaincus que l'examen comparatif des caractères internes et externes de ces espèces remettrait en question leur appellation générique. Si celle-ci devait être modifiée, le terme de *Pseudophrynoides* nous semblerait mieux marquer les affinités réciproques, au moins pour les espèces *vivipara* et *occidentalis*.

Fig. 2. *Nectophrynoides occidentalis* Angel. Adulte, grossi deux fois.

Description de l'espèce (1) (fig. 2). — Le corps est modérément allongé, la tête aussi large que longue. Museau légèrement proéminent, obliquement tronqué, aussi long que le diamètre de l'œil ou que l'espace interorbitaire. Narines situées tout à fait en avant. *Canthus rostralis* marqué, mais légèrement arrondi ; région loréale presque verticale, très peu concave. Espace interorbitaire plus large que la paupière supérieure. Tympan caché.

Membre antérieur gracile, sa longueur représentant la distance comprise entre l'anus et la région tympanique. Doigts déprimés, non palmés à la base, sauf un rudiment de palmure entre le premier et le second, à peine élargis à l'extrémité qui est largement arrondie, le premier plus court que le second qui est lui-même plus court que le quatrième. Le troisième, mesuré à partir de sa jonction avec le quatrième a la même longueur que celle qui sépare les angles antérieurs des deux yeux. L'articulation tibio-tarsienne atteint le centre de l'œil quand on rabat le membre postérieur en avant, et l'articulation tarso-métatarsienne dépasse légèrement le bout du museau. Orteils non palmés ou avec un rudiment de palmure à la base,

(1) Nous croyons utile de rappeler ici la description de ce type nouveau d'après la note publiée au *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, en 1943.

leur extrémité pas plus dilatée que celle des doigts. Tubercules sous-articulaires larges, peu saillants. Tubercules métatarsiens grands, mais aplatis, l'externe étant le plus marqué. Troisième orteil plus court que le cinquième. Parties supérieures du corps et des membres (sauf le dessus de la tête) portant de nombreuses verrues, plus fortes sur les flancs et sur les côtés du cou, plus rares sur le milieu du dos. La face ventrale, la gorge, le dessous des cuisses portent également des verrues semblables mais plus aplaties.

Coloration. — Au-dessus, brun jaunâtre, avec des taches diffuses plus sombres dont la plus antérieure commence au milieu de l'espace interorbitaire, le dessus du museau restant de teinte uniforme. Des traces de bandes transversales sont visibles sur les membres. Les flancs montrent un piqueté blanc sur fond sombre, et toute la face inférieure est blanche, sans tache. Pas de marques sombres sur les lèvres, qui ont une teinte claire.

Dimensions de l'holotype. — Distance du museau à l'anus : 27 millimètres. Longueur du membre antérieur : $18^{mm},5$; du membre postérieur : 36 millimètres. Longueur de la tête : 9 millimètres ; largeur : 9 millimètres.

Par sa taille et l'ensemble de ses caractères spécifiques externes, *N. occidentalis* s'apparente surtout à *N. Tornieri*, dont il se distingue toutefois par son tympan caché, le manque de palmure aux orteils, la longueur relative des doigts et la coloration.

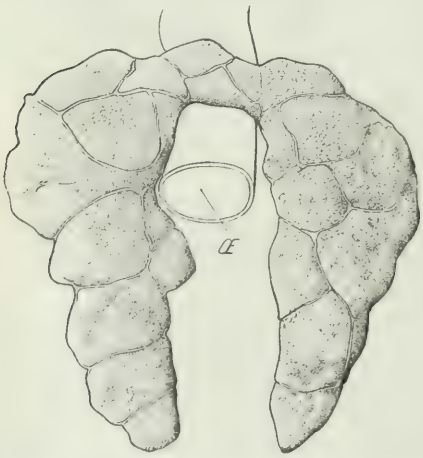


Fig. 3. — Poumons du *Nectophrynoides occidentalis*. — Œ, œsophage.

Particularités anatomiques. — L'organisation anatomique du *Nectophrynoides occidentalis* se rapproche beaucoup dans son ensemble de celle de la plupart des Bufonides ; c'est l'appareil génital surtout qui présente des caractères particuliers tout à fait remarquables.

Organisation générale. — Le squelette et la musculature sont tout à fait normaux. L'appareil circulatoire est également conforme au type général des Anoures ; signalons toutefois que la branche pulmonée du tronc pulmo-cutané est fort peu développée par rapport à la branche cutanée.

Appareil respiratoire. — Les poumons sont en effet fort réduits et de constitution particulièrement simple (fig. 3) ; ce sont deux sacs de petite taille, situés très en avant du corps, partiellement réunis sur leur face ventrale, à l'intérieur desquels sont à peine ébauchées quelques sub-

divisions très incomplètes et pauvrement irriguées. Ils rappellent ainsi des poumons d'Urodèle. Chez les Anoures, on ne peut les comparer qu'à des poumons d'*Ascaphus*, rapprochement curieux, car le *Nectophrynoides* est un Crapaud terrestre, et non, comme *Ascaphus*, un animal aquatique habitant des eaux courantes très oxygénées. On peut penser que la respiration cutanée joue chez *Nectophrynoïdes* un rôle essentiel grâce à la taille restreinte de l'animal et aux nombreuses verrucosités de la peau, qui en augmentent la surface ; elle est favorisée, de plus, par la constante humidité de l'air ambiant.

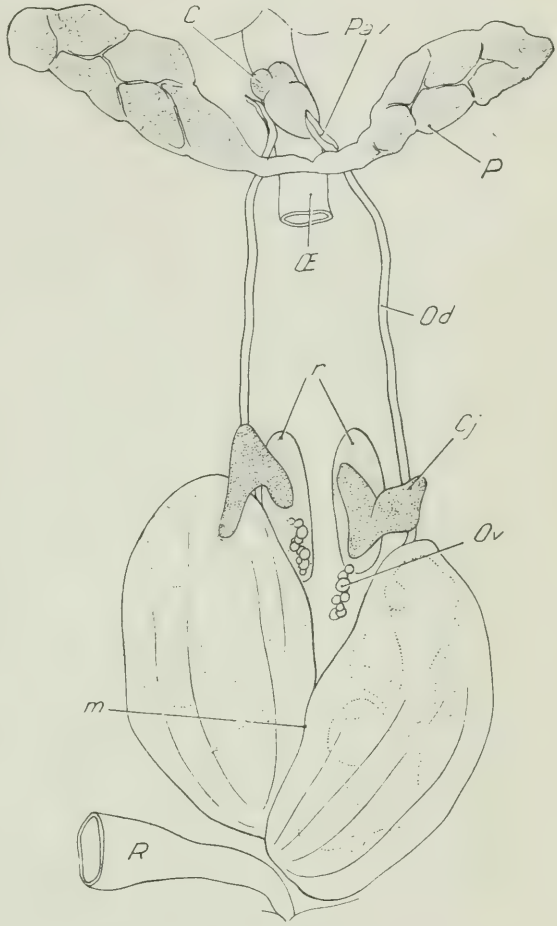


Fig. 4. — Schéma des organes génitaux. C, cœur ; *Pav*, pavillon ; P, poumon ; Œ, œsophage ; O*d*, oviducte ; R, reins ; C*j*, corps jaunes ; O*v*, ovaire ; *m*, membrane conjonctive ; R, rectum.

Appareil digestif. — Le tube digestif est analogue à celui de la plupart des Anoures ; sa longueur atteint environ 30 millimètres, soit une fois la longueur du corps. A l'œsophage, faiblement pigmenté, fait suite un estomac musculeux, dépourvu de chromatophores. L'intestin, à paroi peu épaisse, comprend une partie antérieure très pigmentée et une portion postérieure, partiellement dilatée en ampoule rectale, marquée seulement de quelques chromatophores épars.

Le foie, de couleur blanc jaunâtre, est parfois très réduit ; c'est le cas des individus renfermant de nombreux embryons chez lesquels il est alors refoulé en avant dans la région du cou et comprimé contre le cœur.

A la dissection on constate que l'estomac est toujours plein de carapaces d'insectes, souvent presque intactes ; dans l'intestin, au contraire, on ne trouve jamais de débris chitineux importants, mais seulement une substance fluide. Il semble bien, dans ces conditions, que les *Nectophry-*

noides rejettent par la bouche la plupart des gros déchets non utilisables, au lieu de les éliminer par l'intestin. Peut-être, d'ailleurs, cette habitude est-elle assez répandue dans le groupe des Batraciens Anoures.

Organes génitaux et gestation. — Seuls les organes génitaux femelles (fig. 4) seront étudiés, puisque nous avons indiqué déjà que tous les individus récoltés étaient des femelles.

Ovaires. — Les ovaires sont de simples sacs, dont chacun renferme de 10 à 60 ovules environ (fig. 5) ; le nombre semble assez variable, mais les chiffres les plus fréquents sont compris entre 10 et 30. Chaque ovule, enveloppé dans une mince thèque faite d'une couche de cellules aplaties, atteint une taille de 150 à 200 μ.

Fig. 5. — Coupe de l'ovaire d'une femelle sans embryons. — E*p*, épithélium ; OV, ovules ; C*j*, cellules du corps jaune.

Chez un individu ne portant pas de jeunes, l'épithélium germinatif était en activité, et on pouvait observer des ovocytes en voie de croissance.

Chez les individus portant des embryons, l'épithélium germinatif était au repos. Cette différence est la seule observée dans les ovaires ; aucun tissu glandulaire ne permettait de penser à une activité humorale quelconque dans la gonade.

Corps jaunes. — Au-dessus des ovaires, plaqués entre eux et contre les reins, se trouvent deux masses graisseuses jaunâtres, de forme mal définie et du reste assez variable selon les individus : ce sont les corps jaunes (fig. 4 et 5). Leur plus grande abondance chez les exemplaires dont les embryons sont encore peu développés montre le rôle de réserves qu'ils jouent pour assurer la croissance des jeunes.

Pavillons, oviductes, utérus. — Les pavillons occupent, comme chez la plupart des Anoures, une position très antérieure ; ils sont situés au voisinage immédiat du cœur, assez près de la ligne médiane du corps (fig. 4). Les oviductes qui leur font suite sont longs de $1^{cm},5$ et de très petit diamètre dans leur portion antérieure. La partie terminale, au contraire, est extraordinairement extensible et joue le rôle d'un utérus (fig. 6) ; elle se distend peu à peu à mesure que croissent les embryons, se glissant ainsi sous la peau et entre les viscères, qu'elle refoule progressivement.

Le développement final des utérus dépend du nombre des embryons qu'ils contiennent, nombre qui varie de 1 à 10 pour un utérus. Dans un individu donné, le nombre des jeunes est compris, d'après les 25 exemplaires étudiés, entre 4 (1 + 3 ou 2 + 2) et 17 (10 + 7). L'animal radio-

Fig. 6. — Ovaires et utérus gravides montrant les embryons en place. *Od*, oviducte ; U, utérus ; R, rectum ; V, vessie ; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, embryons.

graphié ci-contre (fig. 7) en contient plus de 15, qu'on voit répartis dans tout le corps, jusqu'au niveau du cou ; mais les chiffres les plus fréquents sont compris entre 6 et 10, à peu près également répartis dans les deux utérus.

Dans un des échantillons disséqués, deux des embryons se trouvaient refoulés dans la cuisse (fig. 8) où l'on observait nettement, comme en situation normale, la succession : peau — paroi abdominale distendue — paroi utérine (ponctuée de chromatophores). Parfois encore des jeunes sont refoulés tout en avant de l'animal, jusqu'au niveau du cœur, comprimant le foie. Dans tous les cas, le volume occupé par les embryons dans l'utérus distendu devient rapidement considérable par rapport aux dimensions du corps de l'animal.

Gestation, accouchement. — La disposition des embryons dans l'utérus est quelconque et répond seulement au besoin du volume mini-

Fig. 7. — Radiographie d'un animal gravide.

mum : aussi sont-ils fortement comprimés et comme étroitement imbriqués les uns dans les autres ! A aucun moment de leur existence, ils ne

contractent avec l'organisme maternel de rapport quelconque ; il n'y a donc aucune fonction pouvant rappeler un placenta. Les jeunes baignent seulement dans le liquide qui remplit l'utérus et qui sert à la fois à leur respiration et à leur nutrition.

L'utérus est très richement irrigué, mais il ne semble pas présenter de tissu glandulaire assurant la sécrétion d'un liquide nourricier spécial. Sur les préparations étudiées, l'épithélium qui le tapisse était toujours en lambeaux, sans doute par suite de la distension excessive. Il présente enfin quelques fibres musculaires éparses, mais celles-ci sont sans doute

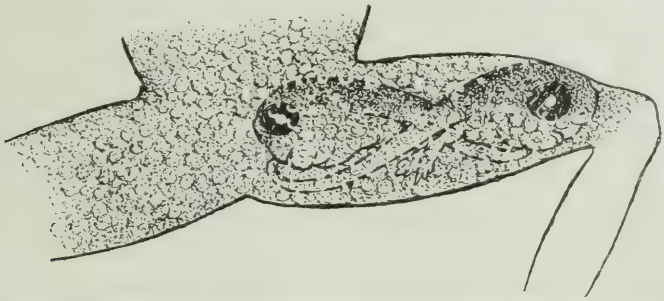


Fig. 8. — Deux des embryons vus sous la peau de la cuisse maternelle.

insuffisantes pour assurer un accouchement normal ; aussi peut-on penser que la paroi musculaire abdominale joue un rôle important. Peut-être d'ailleurs les jeunes sur le point de naître, alors à l'état de petits Crapauds, prennent-ils une part active à leur mise bas.

Celle-ci se fait à peu près simultanément pour tous les jeunes d'une même mère. Les jeunes s'y trouvent toujours en effet au même stade de développement et sensiblement de même taille, comme en témoignent les numérations suivantes :

Individu n° 1.							
Longueur des embryons	6,8	6	6,3	6,3	6,8	6,5	7
— de la queue	4,5	6	6,5	6.5	6	4,5	4,5
Individu n° 2.							
Longueur des embryons	7,5	7,5	8,2	8,2			
— de la queue	0	0	0	0			
Individu n° 3.							
Longueur des embryons	5,2	5	5.3	4,5	4		
— de la queue	7	5,5	8	7	7		

Un certain retard peut toutefois être apporté par une situation trop désavantageuse des embryons ; c'était le cas de ceux situés dans la cuisse de leur mère (Cf. deux derniers chiffres de l'exemple n° 3).

Les organes génitaux femelles du *Nectophrynoides occidentalis* présentent donc une grande originalité, si on les compare à ceux des autres

Anoures ; à cette originalité, qui tient à la viviparité de l'animal, est liée celle du développement lui-même.

III. — Étude du développement.

Tout le développement jusqu'à l'état de petit Crapaud semblable à l'adulte se fait dans l'utérus maternel.

Par la dissection d'un nombre important de femelles portant des jeunes, nous avons pu obtenir des embryons à divers âges et suivre ainsi leur croissance. Après en avoir décrit les principaux stades, nous exposerons les traits généraux du développement des jeunes *Nectophrynoides*, que nous comparerons à celui des têtards à vie libre. Nous chercherons enfin en quoi il diffère de celui d'autres espèces qui, sans être véritablement vivipares, conservent leurs œufs dans des conditions assez semblables.

Morphologie des principaux stades. — Stade œuf (fig. 5). — Les œufs sont de petite taille pour des œufs de Batraciens Anoures : 150 à 250 μ ; le noyau, régulièrement ovoïde, est relativement volumineux et peut dépasser 70 μ. Leur caractère essentiel est la pauvreté en vitellus, particulièrement remarquable chez un animal que sa position systématique aurait pu faire croire ovovivipare.

Stade I (Pl. I) (fig. 9 *a*, *b*). — Au stade le plus jeune rencontré, l'embryon mesure 2 millimètres du museau à l'anus. Il est pourvu d'une queue subcylindrique, à diamètre légèrement décroissant vers l'arrière, qui se termine brusquement, comme tronquée à son extrémité, et dont la longueur dépasse celle de la tête et du corps réunis. Ceux-ci ne sont séparés par aucune zone de démarcation. Sous la peau, les bourgeons constitutifs des membres antérieurs sont déjà présents, et, à la base de la queue, ceux des pattes postérieures existent également, un peu plus développés que les antérieurs ; leur taille n'excède pas celle du diamètre de l'œil, soit $0^{mm},25$ environ.

La bouche définitive est déjà formée ; elle ne présente ni lèvres larvaires, ni dents cornées labiales ; située à la face inférieure de la tête, elle a une largeur presque égale à la moitié de celle de la tête ; le bourrelet, qui constitue chez les Anoures l'appareil sous-buccal et forme les crochets de Rusconi, manque ici complètement ; les yeux sont latéraux, petits et pigmentés ; ils sont visibles par transparence sous la peau, du dessus comme du dessous.

Il convient d'insister sur le fait qu'il n'existe ni branchies ni fentes branchiales ; il n'y a pas de *spiraculum*. Les narines sont indiquées par une petite dépression de chaque côté de la tête vue par la face inférieure.

Une très fine pigmentation brune couvre le dessus de la tête, la région vertébrale et les flancs dans leur partie médiane et postérieure.

Mensurations. — Distance du museau à l'anus : 2 millimètres ; longueur de la queue : 2mm,5 ; longueur totale : 4mm,5 ; largeur de la tête : 1mm,4. Diamètre de l'œil : 0mm,25.

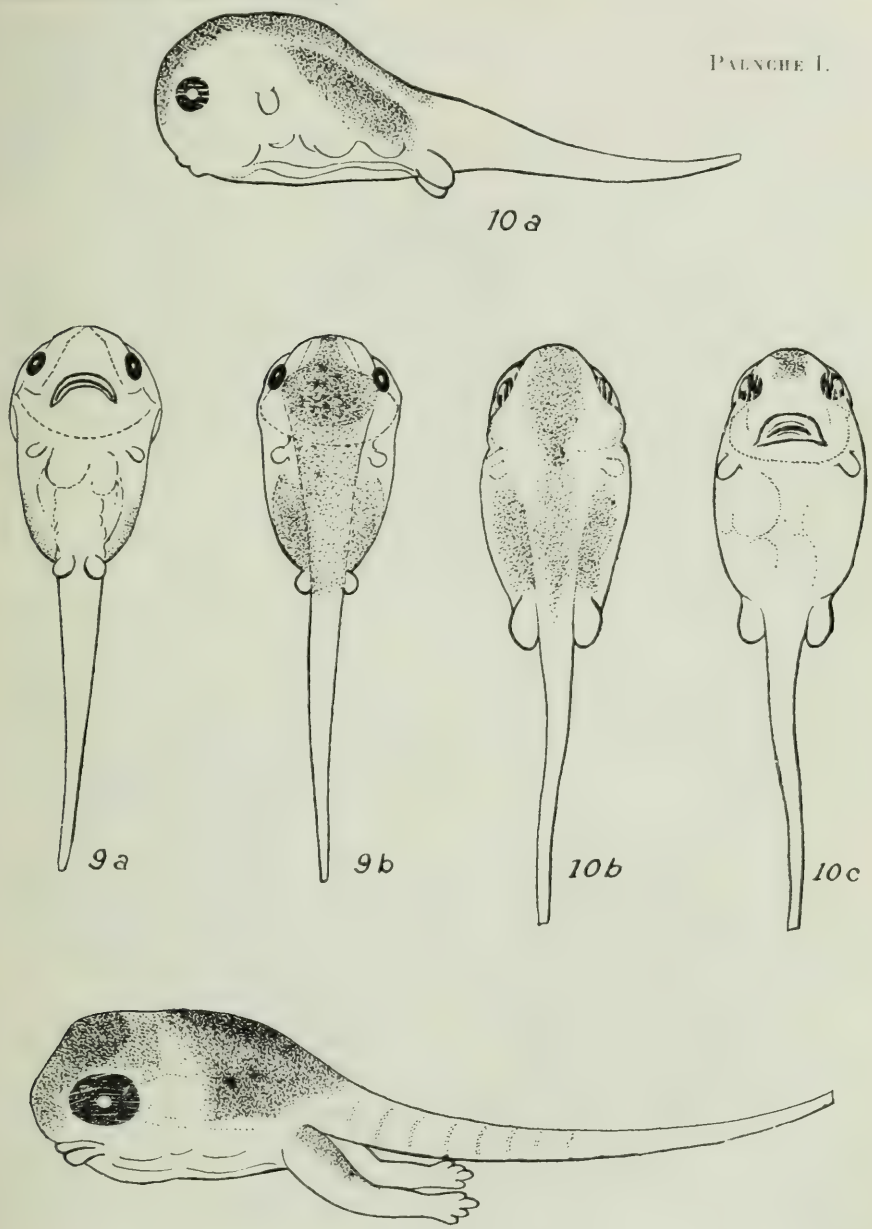


Fig. 9. — Embryon au stade 1. — (× 15.) — *a*, face ventrale ; *b*, dorsale.
Fig. 10. — Embryon au stade 1 *bis*. (× 15.) — *a*, vue latérale ; *b*, face dorsale ; *c*, face ventrale.
Fig. 11. — *a*, embryon au stade 2. (× 9.)

Stade 1 *bis* (Pl. I) (fig. 10 *a*, *b*, *c*). — Ce stade est un peu plus avancé que le précédent ; les bourgeons des membres sont comparativement plus forts, surtout ceux des membres postérieurs. La queue est un peu plus longue que le corps. L'œil est petit, de même diamètre que dans le stade précédent. La pigmentation n'a pas changé et les viscères sont toujours visibles par transparence.

Mensurations. — Distance du museau à l'anus : $2^{mm},3$; longueur de la queue : $2^{mm},6$; longueur totale : $4^{mm},9$; hauteur du corps (en avant) : $1^{mm},5$; diamètre de l'œil : $0^{mm},25$.

Stade 2 (Pl. I et II) (fig. 11 *a*, *b*, *c*). — L'embryon montre des pattes postérieures dégagées et bien développées, dont la longueur représente les deux tiers de la distance du museau à l'anus ; elles possèdent quatre (ou cinq) doigts rudimentaires. Les membres antérieurs, encore appliqués sur la poitrine, sont bien visibles sous la peau transparente qui les recouvre ; ils sont pourvus de quatre doigts, courts et inégaux. La forme de la tête s'est modifiée en s'élargissant ; elle présente au-dessous un faible sillon gulaire. Une petite crête transversale surplombe les narines, qui sont visibles à la face inférieure et placées au niveau du bord antérieur des yeux. La bouche s'est rétrécie, tandis que les yeux, devenus énormes, atteignent un diamètre qui égale le cinquième de la longueur du corps.

La queue représente les sept quarts de la longueur du corps ; elle montre des traces de myotomes musculeux.

La pigmentation s'affirme sur le dessus de la tête, sur la ligne vertébrale et les côtés du corps ; le dessus des cuisses commence aussi à se pigmenter dans la portion située au voisinage du corps, ainsi que la région des narines. Chez certains sujets, de même taille, la coloration brune est plus accentuée, sans toutefois couvrir entièrement la face supérieure. Quant à la queue, sa teinte est blanche, uniforme.

Mensurations. — Distance du museau à l'anus : 4 millimètres ; longueur de la queue : $7^{mm},2$; largeur totale : $11^{mm},2$; largeur du corps : $2^{mm},1$; hauteur du corps (en avant) : $2^{mm},4$; longueur des membres postérieurs : $2^{mm},7$; diamètre de l'œil : 1 millimètre.

Stades 3 et 3 *bis* (Pl. II) (fig. 12 *a*, *b*, et fig. 13). — La longueur totale diffère peu de celle de la phase précédente, mais la queue est relativement plus courte et le reste du corps relativement plus long. Les membres antérieurs sont libérés et les doigts parfaitement constitués avec leurs dimensions relatives définitives.

La tête est aussi large que le corps ; les yeux sont toujours volumineux, comme au stade précédent.

Le corps est complètement envahi par la pigmentation brune, à l'exception de la queue, qui n'en montre aucune trace, non plus qu'à aucun moment du développement. Des taches plus sombres apparaissent sur le

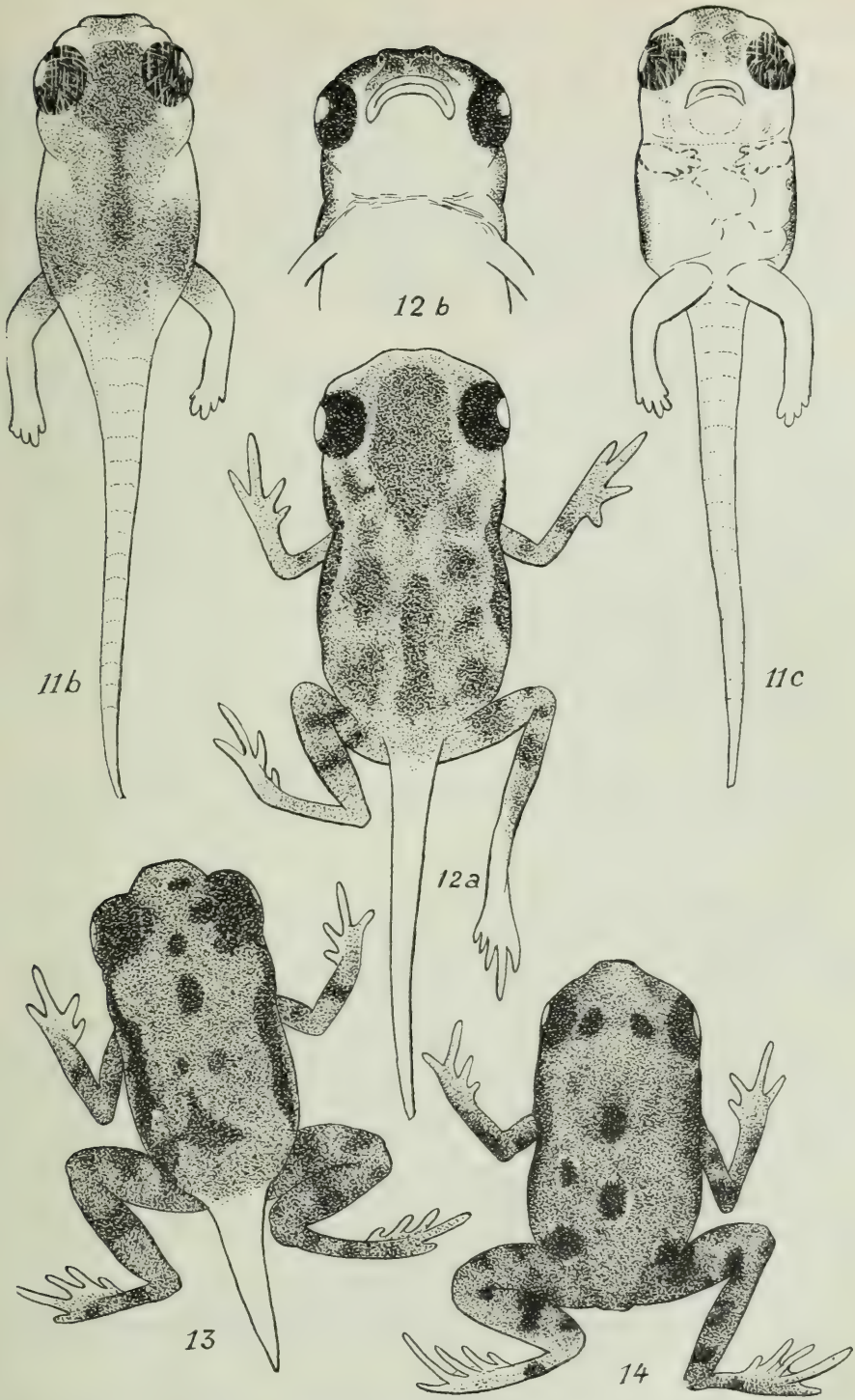


Fig. 11. — Embryon au stade 2. (× 9.) — *b*, face dorsale ; *c*, face ventrale.
Fig. 12. — Embryon au stade 3. (× 8,25). — *a*, face dorsale ; *b*, face inférieure de la tête.
Fig. 13. — Embryon au stade 3 *bis*. (× 6,75.)
Fig. 14. — Embryon au stade 4. (× 6.)

fond, principalement entre les yeux, sur la ligne vertébrale et sur les flancs ; des traces de bandes transversales commencent à apparaître sur le dessus des membres. Les taches sombres varient dans leur disposition d'un sujet à un autre.

Mensurations. — Distance du museau à l'anus : 6 millimètres ; longueur de la queue : 6 millimètres ; longueur totale : 12 millimètres ; longueur de la tête : 3 millimètres ; longueur du membre postérieur : $6^{mm},2$; diamètre de l'œil : $1^{mm},3$.

Stade 4 (Pl. II) (fig. 14). — Il précède de peu la naissance ; l'embryon a l'aspect d'un petit Crapaud typique par suite de la disparition complète de la queue. La longueur du corps s'est faiblement accrue ; elle atteint au moins le tiers de celle de l'adulte. Le corps est alors beaucoup plus trapu qu'il ne le sera plus tard, sa longueur représentant deux fois seulement la largeur, alors que, chez l'adulte, la largeur est comprise presque trois fois dans la distance du museau à l'anus. Les membres ont subi également un certain accroissement ; les antérieurs ont atteint presque la moitié de leur dimension définitive et les membres postérieurs plus du tiers de celle de l'adulte. Le diamètre de l'œil a subi une diminution notable, mais il est encore proportionnellement plus grand que chez l'adulte.

La peau est lisse et la pigmentation plus sombre que dans les stades précédents.

Mensurations. — Distance du museau à l'anus : $7^{mm},5$; largeur de corps : $3^{mm},5$; longueur du membre postérieur : 11 millimètres ; diamètre de l'œil : $1^{mm},3$.

Traits généraux du développement. — Le développement embryonnaire du *Nectophrynoides* mène donc d'un œuf pauvre en vitellus et de petite taille ($0^{mm},2$) à un petit Crapaud semblable à sa mère, possédant quatre membres bien développés, sans queue, et long de 8 millimètres environ. Il ne s'agit nullement, dans ces conditions, d'un phénomène d' « ovoviviparité », terme consacré au développement des œufs dans l'organisme maternel aux dépens de leurs propres réserves vitellines, mais bien de « viviparité », où le développement s'effectue grâce aux apports nutritifs de l'organisme maternel à la façon des Mammifères. La nécessité de pourvoir entièrement à la nutrition des embryons explique que les *Nectophrynoides* continuent à se nourrir abondamment pendant la gestation, malgré la forte compression exercée sur tout le tube digestif par l'énorme dilatation des utérus gravides.

Nous passerons successivement en revue les organes qui, dans les métamorphoses normales, subissent des transformations notables lors du passage du têtard à l'adulte.

a. Modification de la forme générale du corps. — *Taille.* — La taille des jeunes à la naissance, dont la moyenne est de 8 millimètres, varie de

7mm,5 à 9 millimètres ; elle semble dépendre en partie du nombre d'embryons que contient la mère : lorsqu'ils sont moins de six, la taille dépasse toujours nettement 8 millimètres ; lorsqu'ils sont plus de dix, elle atteint rarement 8 millimètres. Par ailleurs, il ne semble pas exister de rapport entre la taille de la mère, d'ailleurs fort peu variable, et celle des jeunes.

Faute de données d'ordre chronologique, nous ne pouvons malheureusement pas étudier la croissance en fonction du temps, mais seulement en fonction des transformations morphologiques.

Développement et régression de la queue. — Il est intéressant de suivre le développement de la queue en fonction de celui du corps, dont le

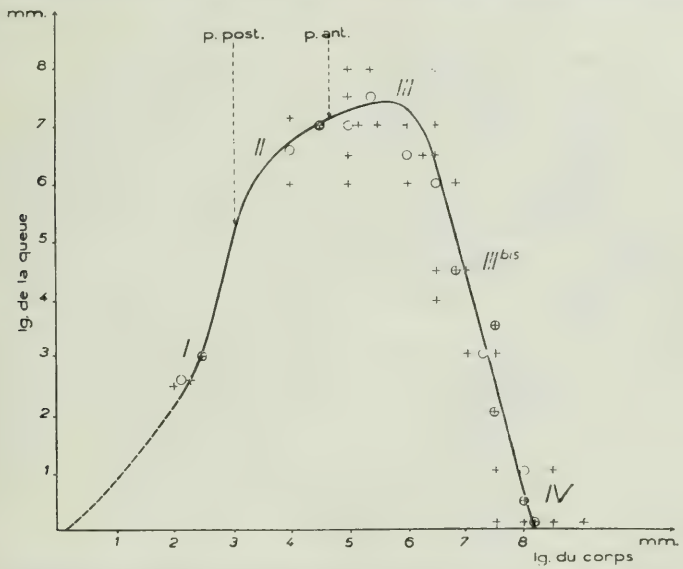


Fig. 15. — Développement de la queue en fonction de la longueur du corps (du museau à l'anus). +, Mensurations ; O, points moyens calculés.

tableau de mensurations qui suit, — et que traduit une courbe relativement simple (fig. 15), — permet de voir les caractères essentiels.

Longueur du corps (du museau à l'anus)	2	2,3	4	4,5	5	5	5	5,2	5,3	5.5	6	
Longueur de la queue	2,5	2,6	7,2	7	6	7,5	8	7	8	7	6	
Longueur du corps	6	6,3	6,3	6,5	6,5	6,5	6.5	6,8	6,8	7	7	
— de la queue	6	6,5	6,5	4	4,5	6,5	9	4,5	6.3	3	4,5	
Longueur du corps	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	8	8.2	8,2	8.5	8,5	8,5	9
— de la queue	0	0	0	1	3,5	0,5	0	0	0	0,3	1	0

La queue croît d'abord beaucoup plus vite que le corps ; par ce développement rapide, elle atteint presque sa dimension maximum, alors que le reste du corps est encore très petit : au stade 2 (fig. 11), le rapport de la longueur de la queue à la longueur du corps est de : $\frac{Q}{L} = \frac{7,2}{4} = 1,8$. La taille de la queue se maintient à peu près constante ; le reste du corps s'accroît peu à peu, jusqu'à atteindre presque la taille qu'il aura à la naissance (fig. 12) ; le rapport $\frac{Q}{L}$ décroît ainsi lentement de 1,8 à 1 environ.

Puis, très brusquement, se produit la régression de l'appendice caudal (fig. 13 et 14), qui achève de disparaître immédiatement avant la naissance ; le rapport $\frac{Q}{L}$ tombe alors de 1 à 0. La rapidité de cette régression est bien mise en évidence par l'existence dans une même mère de jeunes dont la queue a une longueur très variable :

1. $L = 8^{mm},5$.	2. L = 8 millimètres.	3. $L = 7^{mm},5$.
$Q = 1$ millimètre.	$Q = 0^{mm},5$.	$Q = 3^{mm},5$.

La persistance de la queue pendant un long temps à l'état de développement maximum apparaîtra, lors de l'étude ultérieure de la respiration de l'embryon, en rapport étroit avec son rôle physiologique.

Apparition et croissance des membres. — L'embryon possède, dès les tout premiers stades de son développement, alors que son corps ne

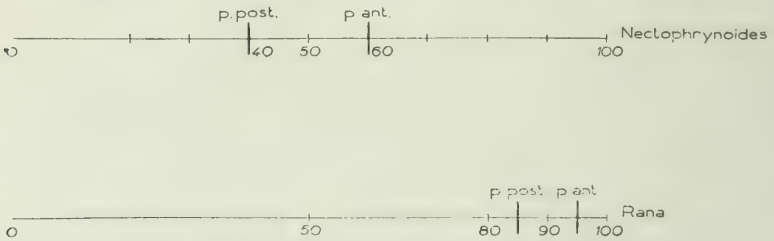


Fig. 16. — Apparition des membres chez les embryons de *Nectophrynoides* et de *Rana* (100 représentant la taille minima du Batracien à l'état anoure).

dépasse pas 2 millimètres de longueur, des ébauches de membres parfaitement reconnaissables, sous la forme de quatre bourgeons nets saillant sous la peau (fig. 9 et 10). Il n'a pas encore 4 millimètres de longueur (fig. 11) que ses membres postérieurs sont libres et bien constitués ; enfin les quatre membres sont sortis et libres chez l'embryon au stade 3, long de 6 millimètres (fig. 12) ; les doigts sont alors parfaitement constitués avec leurs dimensions relatives définitives, et les pattes sont des modèles exacts des pattes de l'adulte.

On ne peut manquer d'opposer l'apparition précoce des membres du jeune *Nectophrynoides* au cas général des Anoures à développement

larvaire libre ; pour ceux-ci, en effet, les pattes n'apparaissent que chez le têtard, dont la taille est à peu près celle de la petite Grenouille à la fin des métamorphoses, comme l'indique le schéma ci-contre (fig. 16), où la plus petite taille à l'état anoure est posée égale à 100.

b. Tube digestif et nutrition. — Tant par des dissections que par des coupes sériées, nous avons pu étudier la disposition du tube digestif aux différentes phases embryonnaires.

Bouche. — La bouche se forme de bonne heure identique à la bouche définitive et croît sans changer pratiquement de forme jusqu'à la naissance. A la différence de celle de la plupart des têtards d'Anoures, elle ne

Fig. 17. — Coupe dans la région de la bouche de l'embryon montrant les traces du bec corné et les papilles buccales. — B*c*, bec corné ; P*b*, papilles buccales.

présente ni lèvres larvaires ni dents cornées labiales par adaptation sans doute à la vie embryonnaire intra-utérine. On peut toutefois observer, sur la coupe représentée ci-contre (fig. 17), qu'il existe des traces de substance kératinisée, vestige d'un bec corné fonctionnel disparu.

Tout autour de la bouche, vers les angles en particulier, existent des papilles richement vascularisées (fig. 17) ; leur rôle, mal connu pour les autres têtards, est ici aussi énigmatique ; peut-être ont-elles une fonction respiratoire.

Intestin. — Le développement de l'œsophage et de l'estomac se fait sans autre modification qu'un accroissement de taille. Fait particulièrement curieux, il en est de même pour l'intestin (fig. 18) ; à aucun stade, en effet, l'embryon de *Nectophrynoides* ne possède le long intestin enroulé

en spirale si caractéristique des têtards d'Anoures. Tout au long du développement, la topographie des anses intestinales reste constamment la même, identique à celle de l'adulte. Le rapport de la longueur du tube

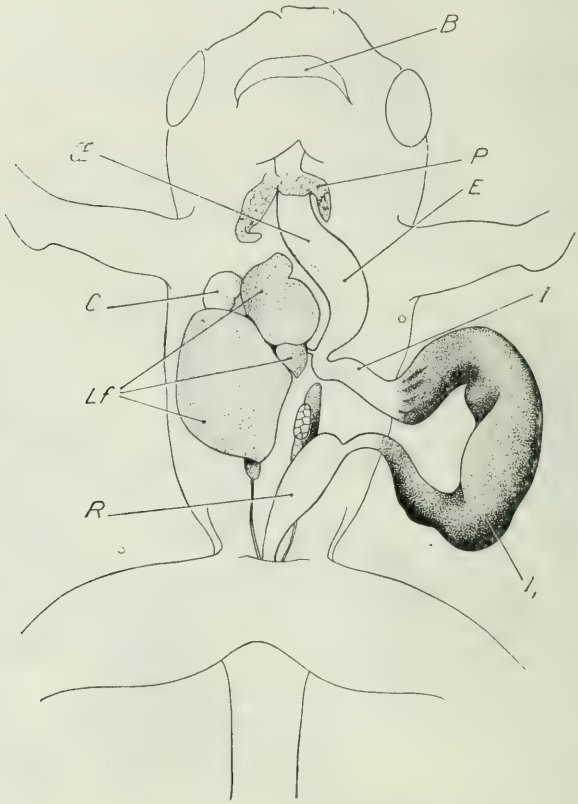


Fig. 18. — Schéma du tube digestif d'un embryon au stade 3. — B, bouche ; P, poumon ; Œ, œsophage ; C, cœur ; L*f*, lobes du foie ; I, intestin non pigmenté ; I_1, intestin pigmenté ; R, rectum.

digestif à la longueur du corps se maintient toujours voisin de $1^{mm},5$; chez un individu au stade 3, par exemple, long de 6 millimètres du museau à l'anus, le tube digestif mesurait 9 millimètres.

Foie. — Il n'existe à aucun moment de vésicule vitelline, et le fait paraît naturel si l'on considère l'extrême pauvreté de l'œuf en vitellus. C'est le foie qui se charge très rapidement, au début du développement, de substances de réserves lipidiques en particulier ; il devient par suite volumineux (fig. 19). Aux stades 1 et 1 *bis*, il occupe presque toute la face ventrale de l'abdomen, formant une masse blanc jaunâtre qui rappelle une vésicule vitelline. Il est encore très développé au stade 3, mais son importance dépend alors du nombre de frères qu'a l'embryon ; il est moyen chez les individus appartenant à des portées nombreuses ; volumineux chez les

représentants de portées réduites : chez l'un de ceux-ci, il descendait jusqu'à la région pubienne. Au moment de la naissance, le foie est encore relativement plus gros que chez l'adulte.

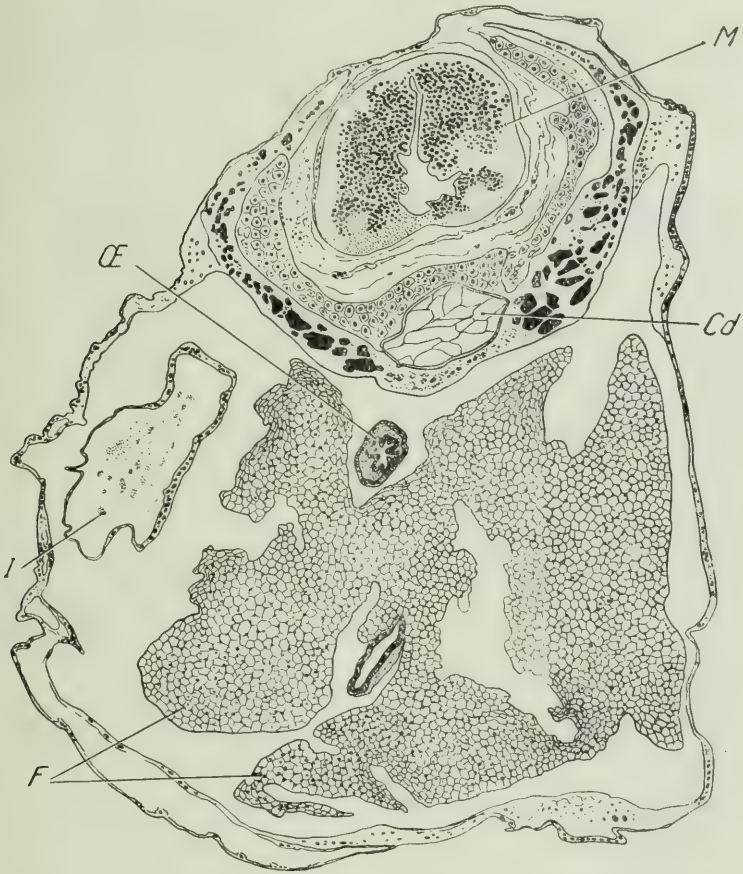


Fig. 19. — Coupe transversale d'un embryon au stade 3, montrant l'énorme développement du foie. — M, moelle ; C*d*, corde dorsale ; I, intestin ; F, foie ; Œ, œsophage.

Nutrition. — L'embryon a donc été abondamment nourri, mais son mode de nutrition pose un problème qui n'est pas encore résolu. Comment, en effet, se produit l'absorption des substances nutritives ? Nous avons signalé qu'il n'existait aucune trace de placentation ; toutefois les parois utérines, de structure fort simple, sont richement irriguées, et le jeune baigne dans un liquide intra-utérin. Sans doute absorbe-t-il par la bouche précocement fonctionnelle ce liquide renfermant les éléments nutritifs nécessaires, éléments nutritifs qu'il emmagasine partiellement sous forme lipidique dans le foie. On trouve ainsi dans l'intestin des embryons des substances graisseuses dont le rôle nutritif est évident. Mais ne peut-on penser également que l'absorption se fait aussi par toute la

surface du corps, et notamment par la surface de la queue, dont nous allons voir le rôle dans la fonction respiratoire ? Le fait paraîtrait naturel au moins pour la phase initiale de la croissance.

c. Organes respiratoires et respiration. — L'absence à tous les stades observés — dont le premier est pourtant très précoce encore — de branchies et même de fentes branchiales est sans doute le fait le plus saillant

Fig. 20. — Coupe transversale de la queue d'un embryon au stade 3. — V*s*, vaisseaux sanguins ; C*d*, corde dorsale.

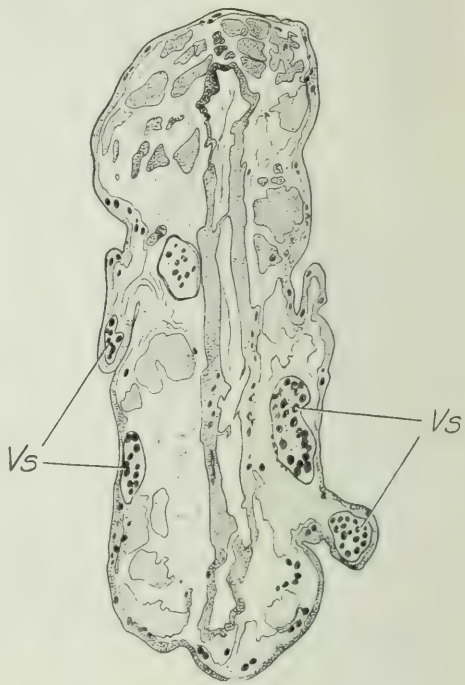


Fig. 21. — Coupe transversale de la queue d'un embryon au stade 3 (plus proche de l'extrémité). — V*s*, vaisseaux sanguins.

du développement des embryons de *Nectophrynoides occidentalis* et de l'accélération embryogénique qui le caractérise. Il n'existe, par suite, jamais de *spiraculum*.

Les poumons apparaissent de bonne heure ; ils sont déjà formés au stade 2, minuscules sacs sans trace de lobation et très peu irrigués. Leur rôle, qui serait restreint d'ailleurs en raison de leur taille réduite et de leur simplicité extrême, se trouve réduit à néant, puisque les embryons vivent dans un milieu aquatique au sein de l'organisme maternel.

La respiration cutanée est donc, plus encore que pour l'adulte, le mode de respiration essentiel, favorisé par la petite taille des embryons. Elle se

fait surtout par la queue du têtard, devenue pour ainsi dire l'organe respiratoire.

La queue se développe rapidement chez le jeune têtard et peut ainsi jouer, dès les premiers stades, une place prépondérante dans la respiration cutanée; son rôle respiratoire, déjà indiqué par Noble (1931), est bien mis en évidence par l'importance relativement considérable des artères et des veines qui l'irriguent et par les nombreux vaisseaux capillaires qui tapissent sa surface. Deux coupes à des niveaux différents de la queue (fig. 20 et 21) permettent de remarquer ces caractères ; vers l'extrémité de l'organe en particulier (fig. 21), on voit encore de gros vaisseaux, et les capillaires sont nombreux, alors que les muscles ont presque disparu. A tous les niveaux, la pigmentation manque totalement, et la peau est extrêmement mince, par suite notamment de la réduction du derme. Mis à part peut-être un rôle encore problématique dans la nutrition, le rôle respiratoire semble être le rôle essentiel de la queue. Elle n'a plus, en effet, aucun rôle locomoteur, et, en rapport avec l'immobilité des têtards, elle ne présente pas de crête médiane, à l'opposé de tous les têtards à vie libre. La moelle y est particulièrement réduite, et enfin les muscles, relativement peu importants, n'en sont pas fonctionnels.

La disparition de la queue, qui se fait très rapidement, précède immédiatement la naissance ; il n'est pas interdit de penser qu'elle intervient même dans son déclenchement, les besoins respiratoires des jeunes cessant d'être parfaitement assurés dans le milieu utérin, dont l'oxygénation est nettement inférieure à celle de l'air.

d. Organes génitaux. — Nous n'avons pas atteint par la dissection des données précises sur les organes génitaux aux stades 1 et 1 *bis* ; mais les coupes histologiques indiquent déjà l'existence d'ovocytes différenciés dans une gonade encore rudimentaire. Au stade 2, par contre, la dissection de plus de 30 embryons nous a montré des organes génitaux parfaitement formés et différenciés. Tous étaient des ovaires : ils renfermaient des ovocytes dépassant souvent 100 μ, en nombre également plus élevé que chez les adultes. Les corps jaunes sont alors bien individualisés, et l'ensemble des corps jaunes et ovaires est plaqué sur les reins dans la même disposition que chez l'adulte. Les oviductes semblent encore absents ou sont au moins très rudimentaires.

Il ressort de l'ensemble de ces faits que, comme les autres organes, les organes génitaux sont très précocement formés chez le jeune *Nectophrynoides occidentalis* et qu'il n'existe pas chez cette espèce de stade durable à gonades indifférenciées. Dans ces conditions, l'absence de mâle parmi les 40 embryons étudiés pose avec acuité un problème que nous discuterons plus loin, celui de la fécondation.

Mais tous les caractères de développement qui viennent d'être précisés présentent déjà une originalité remarquable. Elle peut se définir essentiellement par une accélération embryogénique très poussée s'appliquant à tous les organes locomoteurs, digestifs et respiratoires, aussi bien que

reproducteurs. Cette suppression souvent totale des phases de type larvaire, qui rappelle le cas des Vertébrés supérieurs, est étroitement liée, bien entendu, à la viviparité de l'animal.

Affinités biologiques du « Nectophrynoides occidentalis ». — VIVIPARITÉ. — Le cas des *Nectophrynoides*, dont les embryons accomplissent leur complet développement, à partir d'œufs presque sans vitellus, dans les utérus de la mère, est unique parmi les Anoures. On n'en trouve d'équivalent, chez les Batraciens que dans le groupe des Urodèles (*Salamandra atra*, *Hydromantes*), dont la fécondation s'opère par *amplexus* sans copulation, et chez certains Gymnophiones (*Typhlonectes*, *Hypogeophis*, *Siphonops brasiliensis*), dont la fécondation, pratiquée par copulation, est interne. Mais il n'est pas sans intérêt de comparer les diverses phases du développement de *Nectophrynoides* avec celles qui sont connues chez d'autres Anoures, dont les œufs à grand vitellus sont abrités ou protégés d'une façon quelconque par l'un des parents. On sait que, chez ces animaux, les métamorphoses sont abrégées ou même supprimées.

Parmi les espèces, assez nombreuses, qui ont ainsi supprimé tout ou partie des phases larvaires, certaines déposent simplement leurs œufs sur le sol ou dans des anfractuosités de roches, d'autres les portent avec elles. Pour les premières, citons *Eleutherodactylus martinicensis* et *Rana opisthodon* des îles Salomon. L'embryon d'*Eleutherodactylus* ne possède ni branchies ni fentes branchiales ; il respire dans l'œuf au moyen de sa queue fortement vascularisée. L'embryon de *Rana opisthodon* assure cette fonction par des replis de la peau à turgescence capillaire situés de chaque côté du ventre. A sa sortie de l'œuf, le jeune *Eleutherodactylus* possède encore une petite queue qui n'existe plus, au moment de la naissance, chez le jeune de *Rana opisthodon*.

Parmi les Anoures qui se chargent de leurs œufs pendant leur incubation, les *Pipa* et les *Rhinoderma* sont les plus connus. Les femelles de *Pipa* et de *Protopipa* portent leurs œufs dans de petites cellules formées par la peau du dos dont l'épithélium est aminci et vascularisé. Le développement complet s'effectue dans cet alvéole, et il rappelle par de nombreux caractères celui des embryons de *Nectophrynoides* ; il en diffère toutefois par la présence de branchies externes, qui, d'ailleurs, ne persistent que durant une courte période de la vie larvaire, ainsi que par une membrane qui entoure la queue.

Chez le *Rhinoderma*, le mâle abrite les embryons dans son sac vocal aminci et très richement irrigué de vaisseaux sanguins. Les jeunes sont dépourvus de branchies, mais ils conservent une bouche de type larvaire, possédant des dents, non cornées, de structure rudimentaire, qui ont perdu le rôle fonctionnel qu'elles assument chez les larves de nombreux Anoures. Leur queue présente une membrane au-dessus comme au-dessous ; c'est par elle que s'effectue la respiration, grâce à un épiderme aminci. A la naissance, les diverses phases de la métamorphose sont complètement terminées, comme chez *Nectophrynoides*.

Nous rappellerons enfin le cas des espèces *oviferum* et *cornutum* du genre *Gastrotheca*, dont les jeunes quittent également à l'état parfait la poche marsupiale dorsale de la mère, après avoir développé, au cours de leurs phases larvaires, une grande branchie campaniforme, de chaque côté de la tête, montée sur un long pédicule attaché aux deuxième et troisième arc branchial ; chaque pédicule possède une veine et une artère.

On peut donc retrouver, dans le développement de divers Anoures, certaines particularités rappelant tel ou tel caractère du développement de *Nectophrynoides occidentalis* : mise en liberté des jeunes après la fin des métamorphoses, absence de branchies, respiration se faisant essentiellement par la surface de la queue, développement précoce des membres..., mais seules les espèces du genre *Nectophrynoides* offrent l'exemple d'un développement complet intra-utérin d'œufs pratiquement sans vitellus, c'est-à-dire d'une viviparité vraie (1).

Fécondation. — Le mode de fécondation de *N. occidentalis* qui, en raison de cette viviparité, est nécessairement interne, est inconnu ; il pose un problème particulièrement intéressant. Chez la presque totalité des Anoures, en effet, la fécondation est externe et se fait au moment de la ponte. Il n'est signalé explicitement de fécondation interne que chez *Ascaphus*, Discoglosside des États-Unis, où il existe chez les mâles un organe intromittant en forme de petite queue (2).

Au sujet des *Nectophrynoides vivipara* et *N. Tornieri*, Barbour et Loveridge signalent que des individus des deux sexes ont été fréquemment capturés en même temps, parfois même en « embrassement » ; mais ces auteurs ne précisent pas qu'il y a copulation véritable, et ils ne décrivent chez le mâle aucun organe copulateur. Il semble toutefois que la fécondation doive être interne si on veut l'accorder normalement avec la viviparité.

Le problème de la fécondation chez *N. occidentalis* est rendu plus mystérieux par le fait qu'on ne connaît aucun mâle. Certes, on pourrait attribuer cette absence de mâles, parmi les individus récoltés au mont Nimba, à une biologie spéciale de ceux-ci ; chaque sexe, une fois la période des amours terminée, adopterait un habitat particulier, comme cela est connu chez le *Trichobatrachus*, dont le mâle vit dans l'eau des ruisseaux de montagne, tandis que la femelle se retire dans des anfractuosités du sol. Les mœurs des *N. occidentalis* différeraient alors de celles de leurs congénères de l'Est-africain, où les deux sexes ont même habitat tout au long de l'année.

(1) Il serait souhaitable que soit étudiée à ce point de vue l'une des deux espèces d'Afrique orientale, *N. vivipara* par exemple, qui donne naissance à un beaucoup plus grand nombre de jeunes (jusqu'à 135), afin de pouvoir comparer son développement embryonnaire à celui de *N. occidentalis*.

(2) L'*Ascaphus* pond pourtant des œufs qui donnent des têtards, tout comme la grande majorité des Anoures à fécondation externe, et seule sa biologie particulière peut expliquer l'avantage que procure à l'espèce une fécondation interne : il vit et s'accouple dans des ruisseaux de montagne aux eaux rapides et torrentueuses, dans lesquelles l'imprégnation des ovules se trouverait sans cette circonstance particulière, fortement compromise.

Mais, en fait, les mâles ne sont pas seulement absents parmi les individus adultes récoltés, mais aussi parmi les embryons trouvés dans les utérus maternels : sur 40 embryons, 40 étaient femelles et possédaient des ovaires déjà parfaitement différenciés. La probabilité pour qu'il existe des mâles est donc assez faible.

Dans ces conditions, si l'on se refuse à admettre que les mâles sont d'une rareté exceptionnelle, ne se trouve-t-on pas conduit à adopter l'hypothèse qu'il y a parthénogenèse ? Toutefois, précisons-le bien, il ne s'agit encore là que d'une hypothèse provisoire, que seule l'expérience (un simple élevage) — ou la découverte ultérieure de mâles — pourra vérifier ou infirmer.

Conclusions. — L'existence de la parthénogenèse, si elle était confirmée comme mode de reproduction habituel, ferait évidemment du *Nectophrynoides occidentalis* un cas unique dans la série des Vertébrés.

Mais le seul fait de sa viviparité fait déjà de cet animal, qui par son aspect extérieur ne diffère en rien d'un vulgaire petit Crapaud, un cas tout à fait exceptionnel parmi les Batraciens Anoures.

Elle a entraîné des modifications fondamentales des métamorphoses ; tout le développement, devenu interne, est en effet caractérisé par une accélération embryogénique intense, — développement précoce des pattes, des poumons, des organes génitaux, — se traduisant même par l'absence totale d'organes larvaires, tels que branchies, bec corné, intestin en spirale. L'extrême pauvreté de l'œuf en vitellus accroît encore la convergence avec le cas des Mammifères.

Remarquable adaptation à la vie dans un habitat terrestre, la viviparité a permis à l'espèce de pulluler dans le milieu humide, mais sans mare ni ruisseau, qu'est le sommet du Nimba. Mais partout où de l'eau permet à des Batraciens à développement larvaire aquatique de se reproduire, la conséquence inévitable de cette viviparité, qui est une fécondité considérablement amoindrie, rend le *Nectophrynoides occidentalis* inapte à la concurrence.

Ainsi s'explique la localisation extrêmement stricte — quelques kilomètres carrés — de cette curieuse espèce, en même temps que la répartition, de type insulaire au milieu d'un continent, du genre *Nectophrynoides*.

BIBLIOGRAPHIE

1943. Angel (F.). — *Bull. Mus. Paris*, 2e série, XV, p. 167.
1928. Barbour (Th.) et Loveridge (A.). — *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, vol. L, nº 2, p. 188 et 191.
1910. Boulenger (G.-A.). — Les Batraciens et principalement ceux d'Europe, p. 179, Paris.
1942. Lamotte (M.). — Mission Lamotte, janvier 1942-juillet 1942.
1943. Lamotte (M.). — Premier aperçu sur la faune du Nimba. Diplôme, Paris.
1930. Loveridge (A.). — *Proc. Zool. Soc. London*, Part. I, p. 7.
1910. Nieden (F.). — Sitzungber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, p. 439.

1915. Nieden (F.). — Neues Verzeichnis der Kriecht. von Deutsch-Ostafrika, II, p. 383.
1926. Noble (G. K.). *Ann. New-York Ac. Sc.*, XXX.
1931. Noble (G. K.). The biology of the Amphibia.
1906. Roux (J.). — *Proc. Zool. Soc. London*, p. 63, Pl. II, fig. 4.
1905. Tornier (G.). — *Sitz. ber. Akad. Wiss. Berlin*, II, p. 855.

LES FLAGELLÉS DU *COPTOTERMES SJÖSTEDTI* SILVESTRI

(Troisième note préliminaire) (1)

Par Pierre-P. GRASSÉ et André HOLLANDE

L'étude des symbiotes de *Coptotermes sjöstedti* Silv. nous a montré que ce Termite africain héberge, dans sa panse rectale, quatre Hypermastigines, à savoir : *Spirotrichonympha fallax* nov. sp., *Holomastigotoides mirabile* Grassi, *Holomastigotoides hemigymnum* Grassi, *Pseudotrichonympha hertwigi* var. *minor* Grassi. Seules les trois premières espèces ont pu être étudiées fructueusement par nous ; nous en donnerons ici une courte diagnose, nous réservant d'exposer ultérieurement le détail de nos observations dans un travail d'ensemble.

Genre *HOLOMASTIGOTOIDES* Grassi, 1917.

Nous proposons de ce genre la diagnose suivante, en tenant surtout compte de nos observations personnelles :

Spirotrichonymphides pourvues ou non d'un rostre, à bandes flagellaires dexiotropes, atteignant ou non l'extrémité postérieure du corps. Spires flagellifères ne déterminant jamais la formation d'un pseudotube rostral columellaire. Un appareil parabasal rubané, sous-lamellaire, par spire flagellaire (fig. 2). Bases des flagelles tangentes au corps. Noyau ellipsoïdal, très rapproché de l'apex, contenant quatre chromosomes ou huit chromatides insérés par une chromodesmose sur la membrane nucléaire. Axostyle fait de nombreuses fibrilles issues d'une calotte supranucléaire plus ou moins développée. Mangeurs de bois et de spores de champignons.

I. — *Holomastigotoides hemigymnum* Grassi (fig. 1 et 2).

Taille variant entre 45 μ et 180 μ de long sur 60 à 80 μ de large. Forme ovoïde ou médusoïde, avec rostre antérieur toujours assez net. Spires

(1) Pour les notes 1 et 2, voir *C. R. Acad. Sc.*, t. CCXIV et CCXV, 1942.

flagellaires variant de 5 à 20, ne semblant pas partir directement d'un unique centro-blépharoplaste. Spires et lames flagellifères se terminent

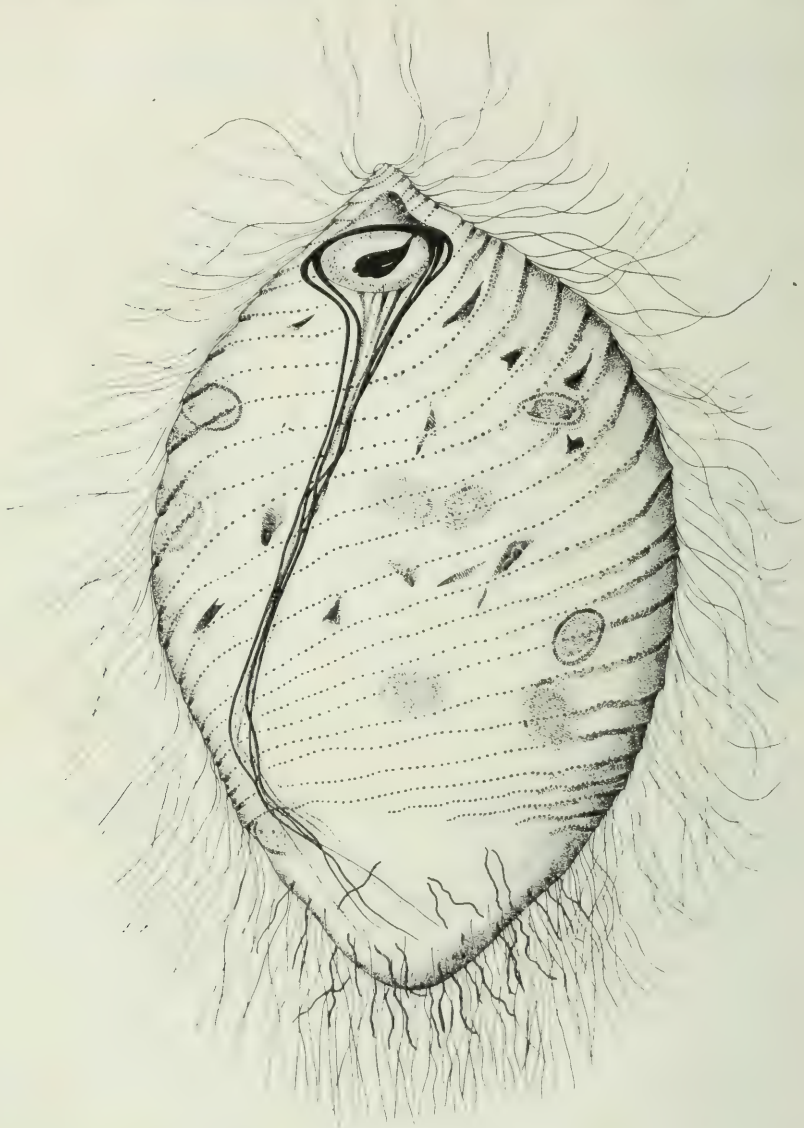


Fig. 1. — *Holomastigotoides hemigymnum* Grassi montrant l'axostyle. — Parabasal non représenté. Longueur 110 μ. — Vapeurs osmiques, hématoxyline. Spores en voie de digestion.

librement avant l'extrémité postérieure, à des niveaux différents, selon leurs torsions respectives. Pôle postérieur ou trophique dépourvu de flagelles mais recouvert d'une vêture schizophytique. Noyau proche du pôle antérieur, à quatre chromosomes s'insérant sur la membrane nucléaire

par des chromodesmoses. Fibrilles axostylaires réunies en un faisceau plus ou moins compact (fig. 1) ; calotte supranucléaire surmontée d'un cône fibrillaire très développé (fig. 1) ; un granule « blépharoplastique » inconstant.

Mangeur de bois et de spores. Division observée.

Fig. 2. — *Holomastigotoides hemigymnum* Grassi. — Individu à six spires flagellaire. et six parabasaux. Spirochètes fixés à l'extrémité postérieure. Longueur 60 μ. — Vap. os, hématoxyline-éosine.

II. — Holomastigotoides mirabile Grassi (fig. 3).

Même morphologie générale que *H. hemigymnum*; 30 μ à 150 μ de long sur 22 μ à 80 μ de large. Forme ovoïde ou pyramidale. Pôle antérieur arrondi et dépourvu de rostre. Pôle postérieur tronqué, sans vêture schizophytique. Spires flagellaires (de 8 à 22) prenant naissance au pôle

antérieur du Flagellé, autour d'une petite dépression circulaire (ombilic) dépourvue de flagelles, et atteignant le pôle postérieur, où elles ne laissent qu'une étroite zone dénudée. Noyau à huit chromatides. Axostyle à fibres

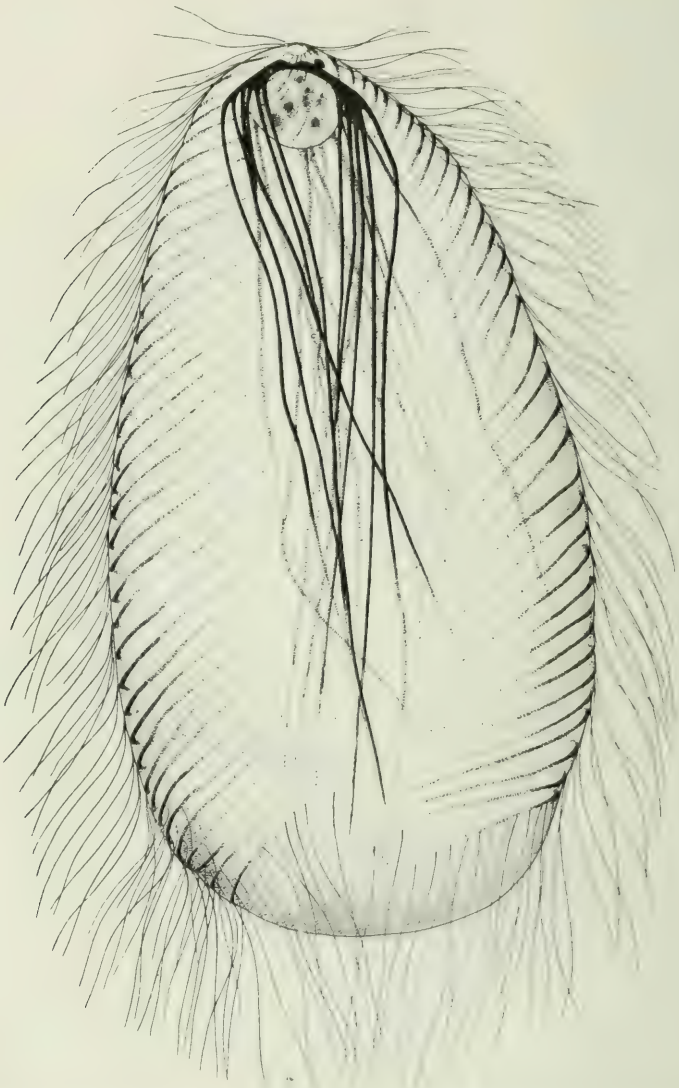


Fig. 3. — *Holomastigoides mirabile* Grassi. Axostyle dissocié et granule blépharoplastique. Parabasaux non figurés. Longueur 115 μ. — Vapeurs osmiques, hématoxyline-éosine.

entièrement dissociées et distinctes les unes des autres (*non artefact*), non réunies en faisceau comme chez *H. hemigymnum*. Cape axostylaire supranucléaire peu développée, déprimée à son sommet, non surmontée d'un cône

fibrillaire. Un granule « blépharoplastique » inconstant et de position variable. Xylophage. Division non observée.

Genre *SPIROTRICHONYMPHA.*

Spirotrichonympha fallax nov. sp. (fig. 4).

Taille variant entre 8 et 58 μ de long pour une largeur de 8 à 25 μ. Corps

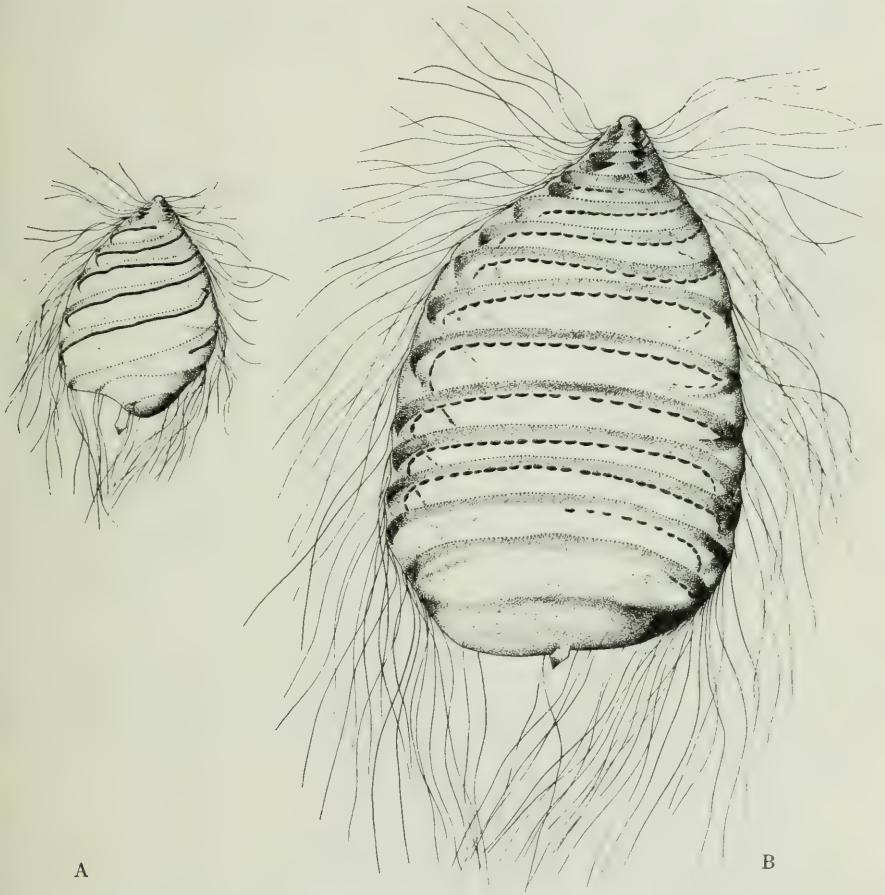


Fig. 4. — A. Jeune *Spirotrichonympha fallax* nov. sp. présentant un unique ruban parabasal par spire flagellaire. Longueur : 16 μ. — B. *Spirotrichonympha fallax* nov. sp. Individu de 37 μ de long, à trois spires flagellaires. Noter la présence de dictyosomes sous-lamellaires. — A et B. Vapeurs osmiques, hématoxyline-éosine.

peu aplati présentant son maximum de largeur au niveau du pôle postérieur, qui est tronqué. Pôle antérieur étiré en un rostre que surmonte un

capuchon céphalique. Spires flagellifères dexiotropes peu nombreuses (de 1 à 4) atteignant le pôle postérieur (genre *Spirotrichonympha sensu stricto*) et déterminant dans la région du rostre un pseudotube columellaire. Flagelles postérieurs mesurant 15 μ de long ; les antérieurs sont plus courts. Appareil de Golgi sous forme soit de nombreux dictyosomes sous-lamellaires se touchant bout à bout (grandes formes), soit d'un unique ruban parabasal situé sous chaque spire flagellaire et comparable à celui d'un *Holomastigotoides* (formes jeunes). Noyau sphérique assez éloigné de l'apex du Flagellé (la distance de l'apex au pôle antérieur du noyau est d'environ 10 μ dans les formes de 50 μ de long).

Axostyle saillant terminé en fer de lance. Pas de vêture schizophytique. Division non observée. Mangeur de bois et de spores.

***

On ne confondra pas les *Spirotrichonympha* à parabasaux continus avec de jeunes stades d'*Holomastigotoides* : la forme du corps, le nombre et la disposition des spires flagellaires (pseudotube columellaire), la distance du noyau à l'apex, la morphologie de l'axostyle éviteront toute méprise à ce sujet.

La coexistence chez *Spirotrichonympha fallax* d'individus ayant soit des parabasaux, soit des dictyosomes contigus, sous-lamellaires, nous confirme dans l'hypothèse d'une homologie parfaite entre dictyosomes et parabasaux, ces éléments représentant les uns et les autres deux aspects morphologiques d'un même constituant cellulaire : l'appareil de Golgi.

Les dictyosomes des grandes formes de *Spirotrichonympha fallax* ont pour origine un corps parabasal rubané qui se fragmente secondairement ; la continuité de ce corps parabasal ne peut être mise en doute chez les jeunes stades de *Sp. fallax* et y est toujours très apparente. Chez d'autres Spirotrichonymphides pourvues de dictyosomes, l'évolution de l'appareil de Golgi se ramène à un processus identique, mais la fragmentation du parabasal y semble plus précoce [cf. *Holomastigotes elongatum* Grassi, d'après Duboscq et Grassé (1933)]. Chez les *Holomastigotoides* enfin, les parabasaux restent indivis d'une façon permanente.

AUTEURS CITÉS

1933. — Duboscq (O.) et Grassé (P.-P.), L'appareil parabasal des Flagellés (*Arch. Zoo. exp. et géné.* t. LXXIII).

1917. — Grassi (B.), Flagellati viventi nei Termiti (*Mem. d. reale Accad. dei Lincei, cl. sc. fcis,*. vol. XX).

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES *(MACROTERMITINÆ)*

Par Pierre-P. GRASSÉ

INTRODUCTION

Le présent mémoire n'aurait sûrement pas paru sous cette forme si la guerre ne m'avait immobilisé en France. Je me résouds à le publier en dépit de ses insuffisances, car j'ignore à quel moment je pourrai reprendre mes recherches en Afrique occidentale. J'aurais désiré compléter mes observations et plus encore mes expériences sur l'essaimage, la détermination des castes et aussi élucider la signification de ces étranges amas de sciure imbibée de salive que l'on trouve dans les nids de plusieurs genres de *Macrotermitinæ*.

Malgré ses imperfections, ce travail m'a semblé digne de l'impression par le nombre des nouveautés qu'il fait connaître et propre à montrer que l'éthologie et la physiologie des Termites, par leur complexité et leurs particularités, méritent une attention de plus en plus soutenue de la part des biologistes qui s'intéressent à la science du comportement et à la sociologie animale.

***

La sous-famille des *Macrotermitinæ* Kemner (1934) rassemble tous les Isoptères qui construisent des meules à champignons (1). Elle s'apparente aux Mésotermites du groupe des *Rhinotermitinæ*.

Holmgren (1912), à qui il faut toujours revenir en un pareil sujet, a dressé un suggestif parallèle entre les genres *Rhinotermes* et *Acanthotermes*.

(1) En 1912, Holmgren a divisé la famille des *Metatermitidæ* en quatre sous-familles, à savoir : 1. les *Termitinæ*, 2. les *Microcerotermitinæ*, 3. les *Pseudomicrotermitinæ*, 4. les *Foraminitermitinæ*. Il tient pour douteuse la dernière d'entre elles. Il distingue dans les *Termitinæ* quatre lignées : lignée des *Termes*, lignée des *Syntermes*, lignée des *Amitermes*, lignée des *Miro-Capritermes*. C'est à la première de ces subdivisions, celle des *Termes*, que correspond la sous-famille des *Macrotermitinæ*.

Kemner (1934, *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, Bd. XIII, p. 84) établit, avec des raisons qui paraissent fondées, que le binôme *Termes fatale* Linné s'applique à une espèce sud-américaine rangée à tort dans le genre *Microtermes* et n'est pas à conserver. En conséquence, le genre de *Termitinæ* appelé *Termes* L. par la plupart des auteurs doit se nommer *Odontotermes* Holmgren (1912). Mais alors la sous-famille des *Termitinæ* doit à son tour changer de nom. Kemner (*op. cit.*) la baptise *Macrotermitinæ* pour rappeler, sans doute, le terme de *Macrotermes* par lequel Holmgren (1909, *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, Bd. XLIV, nº 3, p. 193) désignait un ensemble

Il n'en demeure pas moins que les différences de tous ordres qui séparent les *Macrotermitinæ* des *Rhinotermitinæ* sont profondes. La perte des Flagellés symbiotiques et l'acquisition de traits éthologiques particuliers, elles seules, vaudraient aux *Macrotermitinæ* une autonomie systématique.

Parmi les Métatermitides (*Termitidæ* auct.), la sous-famille que nous étudions ici est considérée comme morphologiquement la moins évoluée, la moins éloignée de la souche originelle. Cependant, ses membres sont de tous les Isoptères ceux qui ont le comportement le plus complexe et portent l'art de bâtir à son plus haut degré de perfection chez les Insectes.

Les *Macrotermitinæ* existent en Afrique, Madagascar compris, en Asie tropicale et en Malaisie. Ils ont, semble-t-il, peu évolué depuis la séparation des peuplements africain et asiatique.

Ils comprennent les genres suivants :

Acanthotermes Sjöst. 1898, Afrique ; *Pseudacanthotermes* Sjöst. 1924, Afrique ; *Synacanthotermes* Holm. 1912, Afr. ; *Hepilitermes* Sjöst. 1925, Afrique ; *Bellicositermes* Emerson. 1925, Afrique ; *Macrotermes* Holm. 1909, Afrique et Asie ; *Allodontermes* Silv. 1912, Afrique ; *Protermes* Holm., 1912, Afrique ; *Sphærotermes* Holm. 1912, Afrique ; *Odontotermes* Holm. 1912, Afrique et Asie ; *Ancistrotermes* Silv. 1912, Afrique ; *Microtermes* Wasm. 1902, Afrique et Asie.

Le genre *Hepilitermes* Sjöstedt 1925 a une valeur très douteuse. Holmgren (1912) a dissocié le genre *Odontotermes* en trois sous-genres : *Odontotermes* s. str., *Cyclotermes* et *Hypotermes*, qui prendront peut-être quelque jour rang de genres. Une revision générale des *Odontotermes* serait des plus utiles et permettrait de voir clair dans cet ensemble touffu. La détermination des *Microtermes* africains est des plus ardue ; faute de pouvoir disposer des types, le travail du systématicien demeure incertain.

Sur les 12 genres de *Macrotermitinæ*, 9 sont exclusivement africains, et le nombre des espèces africaines l'emporte dans une proportion encore plus grande sur celui des espèces asiatiques.

Une remarque d'ordre général doit être faite relativement à la détermination des espèces d'Isoptères. Bien souvent, lorsqu'on compare des Termites provenant de diverses régions et possédant en commun assez de caractères semblables pour être classés dans une même espèce, on découvre entre eux des différences morphologiques qui, bien que minimes, rendent l'identification difficile, voire douteuse. Une telle espèce se résout en un grand nombre de types régionaux (petites races géographiques), dont la genèse et le maintien sont favorisés par l'essaimage, qui, contrairement à ce que croyaient les anciens auteurs, aboutit presque toujours au mariage

d'espèces du groupe *Lilljeborgi*, auquel il attribuait la valeur d'une section du grand genre *Termes* et qu'en 1922 Cl. Fuller (*South. Af. Jour. Nat. Hist.*, vol. III, n° 2, p. 72) éleva au rang de genre.

Synonymes :

1912. — *Termesreihe* Holmgren (*Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, Bd. XLVIII, n° 4, p. 11).
1925. — *Acanthotermitinæ* Sjöstedt *pp.* (*Ibid.*, IIIe série, Bd. III, n° 1, p. 60).
1925. — *Termitinæ pp.* Sjöstedt (*Ibid.*, p. 72).
1930. — *Termitinæ* Kemner (*Tijdschrift v. Ent.*, Deel 73, p. 306).
1934. — *Macrotermitinæ* Kemner (*Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl.* IIIe série, Bd. XIII, n° 4, p. 69).

de sexués provenant d'une même termitière. Les unions entre frères et sœurs sont la règle parmi les Isoptères ; elles ont pour effet de réduire au strict minimum le brassage des génotypes et de stabiliser les variétés locales. Tant que l'étude des races géographiques ne sera pas faite, la spécification, dans bien des cas, restera douteuse.

PREMIÈRE PARTIE

ARCHITECTURE ET CONSTRUCTION DES NIDS

Bien que les *Macrotermitinæ* soient d'une extrême abondance dans les zones tropicales d'Afrique, d'Asie et dans l'Insulinde, on ne possède de renseignements précis que sur l'éthologie d'un petit nombre d'entre eux. Ainsi, nous ignorons tout des mœurs et des constructions des *Allodontermes*, *Sphærotermes* et *Synacanthotermes*. Les énormes termitières des *Macrotermes* africains n'ont été l'objet d'aucune étude sérieuse ; on peut en dire autant à propos des *Acanthotermes* et *Pseudacanthotermes*.

Le présent mémoire vise à combler certaines de ces lacunes.

Dans la forêt équatoriale, leur domaine d'élection, les Termites vivent dans une étroite promiscuité ; leurs nids empiètent les uns sur les autres, et nombreux sont ceux qui abritent plusieurs espèces à la fois. Il devient alors malaisé de désigner les constructeurs et premiers occupants. A cette difficulté tient en partie l'imprécision de notre savoir sur l'habitat et l'éthologie des *Macrotermitinæ*.

I. — Les différents types de nids.

En considérant la structure de leurs nids, il est possible de diviser les *Macrotermitinæ* en deux séries. Cette coupure est confirmée par les particularités du comportement de l'une et de l'autre. Ainsi, cet ensemble n'a-t-il peut-être pas l'homogénéité qu'on serait tenté de lui attribuer d'après la seule étude morphologique.

A. — Les nids sans habitacle distinct.

Dans notre travail de 1937, nous avons appelé *habitacle* la partie du nid des *Bellicositermes* où, dans un fouillis de lames d'argile, reposent les meules à champignons et se tient la cellule royale. Cet habitacle forme un tout, nettement isolé du reste de la termitière ; il est le cœur de la société et contient la totalité du couvain.

Les espèces des genres *Odontotermes* s. l., *Protermes*, *Microtermes* et *Ancistrotermes* ne bâtissent, à l'intérieur de leurs demeures, rien de pareil.

Au cours de nos voyages en Afrique, nous avons eu l'occasion d'étudier les constructions de plusieurs d'entre elles. Les pages suivantes exposent l'essentiel de nos observations.

1. *Odontotermes* (*Cyclotermes*) *erraticus* n. sp. (1).

Cet *Odontotermes* est le plus commun des Termites vivant aux environs d'Agadez (Niger) et dans le Sud de l'Aïr (région d'Irreoualem). Partout il mine le sol et mange avec une égale voracité le bois vert ou sec, les excrément d'herbivores, le papier et même les objets de campement pourvu qu'ils contiennent de la cellulose !

Son nid, entièrement souterrain, s'étend sur de grandes surfaces et pénètre en profondeur. *Aucun indice* extérieur ne trahit sa présence. Autant de conditions qui rendent son repérage et sa fouille très malaisés et expliquent que je ne sois pas parvenu à découvrir la cellule royale.

La termitière se compose de plusieurs chambres hypogées (une dizaine probablement), à sol plat et lisse, hautes de 7 à 10 centimètres, larges de 10 à 15 et longues de 20 à 30. Les parois dessinent une voûte régulière ; un épais enduit à grain fin les revêt. De chaque chambre partent plusieurs couloirs étroits et quelques galeries de grandes dimensions dont la section figure une demi-lune. Certaines de ces chambres contiennent des meules à champignons, d'autres sont vides. Il est possible que, sous l'influence de la sécheresse, les habitants abandonnent les chambres voisines de la surface du sol et se cantonnent dans la profondeur où le couvain trouve l'humidité qui lui est indispensable. Les débris de meules recueillis dans les chambres superficielles témoignent que les ouvriers dévorent les meules ou en transportent ailleurs la matière lorsqu'ils changent d'habitation.

Le système des galeries de l'*Odontotermes erraticus* est d'une étonnante complexité ; il s'étend à peu près sur tout le pays et descend à une profondeur de $0^{m},50$ à 1 mètre. Il se continue à l'extérieur par des tubes couchés sur le sol ou des placards terreux maçonnés de toutes pièces par l'Insecte qui *jamais* ne s'expose à l'air libre (Voir p. 164).

Nous n'affirmerons pas que la termitière de *Cyclotermes erraticus* se limite à ce système de chambres souterraines. Il est fort possible qu'elle soit construite comme celles des *Cyclotermes hainanensis* et *Cyclotermes latericius*, dont le lecteur trouvera les descriptions sommaires aux pages 153 et 154 de ce mémoire. Si cette supposition était exacte, nous n'aurions trouvé que les chambres accessoires à position superficielle, tandis que la grande chambre centrale, au-dessus de laquelle est aménagée la cellule royale, aurait échappé à nos fouilles. Ajoutons que *Cyclotermes erraticus* ressemble par sa forme au *Cyclotermes latericius* qui, en Afrique australe, agrémente sa termitière de grands puits verticaux (exoécie) béants ou fermés par une lame de terre. Rien de pareil n'existe assurément dans les nids du Termite de l'Aïr.

(1) Cette nouvelle espèce est décrite dans l'appendice systématique qui accompagne le présent mémoire.

2. *Odontotermes sudanensis* var. nov. *acutidens* (1).

La termitière de cette espèce est entièrement épigée. Je l'ai étudiée à Kouibli, village forestier de la Côte d'Ivoire, à peu près à égale distance de Man et du fleuve Sassandra. Elle se présente comme un énorme et informe tas de terre, percé, çà et là, d'ouvertures grossièrement circulaires (fig. 1) et porteur latéralement de grosses bosses. Sur celle que je prends pour type, poussent des Herbes à Éléphants (*Penisettum sp.*) que les Termites laissent intactes, tapissant de terre la base des tiges.

La ligne de faîte de la termitière s'élève progressivement de $1^m,10$ à

Fig. 1. — Aspect extérieur d'une termitière d'*Odontotermes sudanensis acutidens*. (Kouibli, Côte d'Ivoire.)

2 mètres ; la longueur totale du monticule atteint $3^m,50$ et la plus grande largeur $1^m,90$.

Ce monticule se compose exclusivement de terre apportée de la profondeur par les ouvriers. A peine si, à sa surface, se forme une croûte distincte de la masse. Il est creusé de très nombreuses chambres subsphériques, mesurant en moyenne $0^m,13$ de haut et $0^m,17$ de diamètre. La plus grande d'entre elles atteint $0^m,21$ de haut, $0^m,26$ de grand axe et $0^m,20$ de petit axe. Le fond est à peu près plan, mais non toujours. Chaque chambre contient une volumineuse meule, dont on lira plus loin la description (fig. 2). Les premières meules se trouvent à peine à $0^m,10$ de la surface. Les chambres sont limitées par des cloisons dont l'épaisseur ne descend pas au-dessous du demi-centimètre. Elles communiquent entre elles par un lacis de couloirs étroits dont les ouvertures forment un biseau parfois très

(1) La description de cette variété nouvelle figure dans l'appendice systématique qui fait suite à ce mémoire.

oblique, une sorte de bec de flûte. Un enduit terreux et homogène recouvre les parois et, de place en place, présente des petites impressions circulaires dont la signification nous échappe.

Le sous-sol de la termitière ne contient aucune meule ; il est parcouru par un réseau de couloirs et de galeries conduisant hors du nid.

La cellule royale, creusée directement dans la terre, n'est point une construction isolée comme dans les nids des *Acanthotermes* et des *Bellicositermes*. Elle se tient à $0^m,60$ de la surface, nettement excentrique, au sein d'un volumineux noyau de terre dense et tassée, qui est parcouru par de nombreuses galeries étroites et se continue insensiblement avec le reste du nid. Le plancher de la loge est rigoureusement plan-horizontal ; les dimensions intérieures de la cellule royale sont les suivantes : longueur $0^m,19$, largeur $0^m,13$, hauteur maximum $3^{cm},5$. La reine mesure 120 millimètres de longueur, avec une largeur abdominale de 27 millimètres. Le roi, malgré son abdomen gonflé, n'a que 11 millimètres de long.

Outre les chambres à meules, le monticule est creusé d'un système de cavités qui comprend notamment plusieurs puits verticaux (six dans l'exemple choisi) s'ouvrant à l'extérieur par des gueules béantes, larges d'une vingtaine de centimètres (fig. 1). Ces puits s'engagent dans la profondeur, où ils se ramifient en galeries cylindriques (diamètre $0^m,10$ environ) qui serpentent dans la masse du

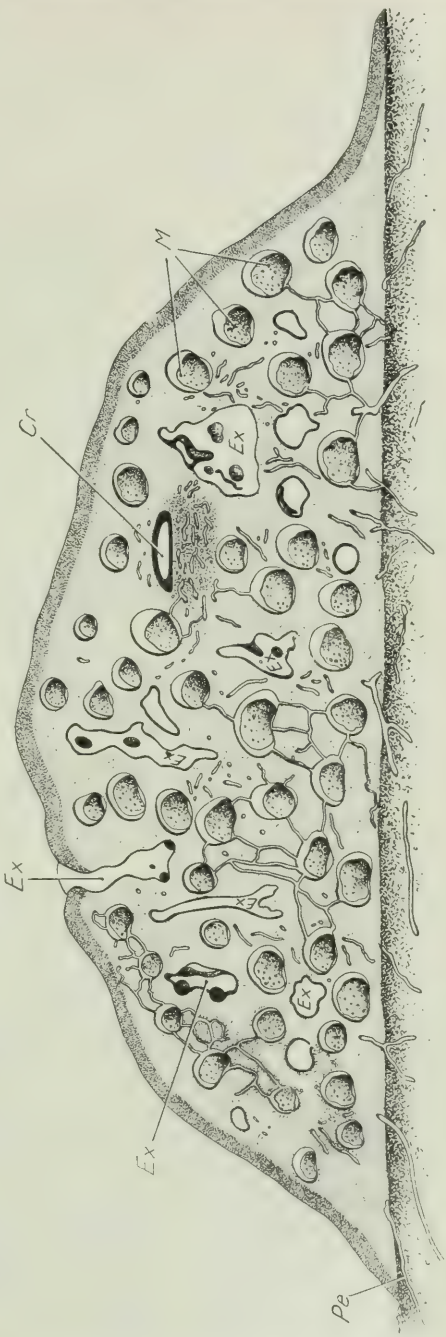


Fig. 2. — Coupe longitudinale d'une termitière d'*Odontotermes sudanensis*. La section passe par un des puits de l'exoécie. (Kouibli, Côte d'Ivoire.) *Cr*, cellule royale ; *Ex*, exoécie ; *M*, meules ; *Pe*, périécie.

nid et se dilatent par places en cavernes larges de $0^m,20$ à $0^m,25$ et parfois à fond plan-horizontal. Les chambres à meules sont toujours situées à bonne distance de ces galeries et cavités ; les plus voisines en sont encore séparées par une épaisseur de $3^{cm},5$ de terre.

Contrairement à ce que l'on pouvait supposer, *ces puits et ces grandes galeries ne communiquent ni avec les chambres à meules, ni avec les couloirs* qui relient celles-ci entre elles. C'est avec persévérance que j'ai cherché les galeries qui les mettraient en rapport avec le reste du nid. Mes efforts furent vains. Normalement, la partie habitée du nid se borne aux chambres à meules, à la loge royale et au réseau routier intérieur. Puits verticaux et larges galeries qui les continuent forment un système extérieur au nid, indépendant de lui.

Nous distinguerons donc, dans le nid, trois systèmes de cavités :

1° L'ensemble des chambres à meules, la cellule royale et le réseau routier à l'intérieur du nid ou *endoécie* ;

2° Le réseau routier souterrain partant du nid et s'étendant fort loin de lui, ou *périécie* ;

3° Les puits verticaux et les grandes galeries communiquant directement avec l'extérieur, ou *exoécie*.

3. *Protermes minutus* (Grassé).

En 1937, j'ai décrit le nid de ce petit *Macrotermitinæ* que j'attribuais alors au genre *Termes*. Emerson (*in litteris*) me fit remarquer qu'il s'agissait plutôt d'un représentant du genre *Protermes*, et je me rends bien volontiers aux raisons de mon savant collègue américain.

J'ai pu étudier avec facilité ce *Protermes minutus*, qui, dans la grande forêt de la Côte d'Ivoire, bien que localisé, est passablement abondant.

Les nids que j'avais étudiés, dans la forêt du Banko (1937) au cours d'un premier séjour en Afrique occidentale française, après une nouvelle étude plus approfondie, m'ont paru ne pas être absolument typiques. Les pics séparés par des puits profonds ne sont que les vestiges de cheminées faisant saillies hors de l'édifice et partiellement démolies et usées par les pluies.

Voici la description d'une termitière observée non loin de Danané (Côte d'Ivoire), au plus épais de la forêt dense. Apparemment, cette construction n'a souffert d'aucune atteinte et sa population, très nombreuse, paraît florissante (fig. 5 et 6, Pl. III).

Elle s'élève sur une pente assez raide et se présente comme un monticule long de $1^m,80$, large de $1^m,45$ et haut de $1^m,20$. Sur son faîte, elle porte deux cheminées coniques et béantes à leur sommet ; sur le flanc tourné vers la *descente* du terrain s'ouvrent une troisième cheminée, moins haute, et cinq cratères de formes et de dimensions irrégulières. La plus haute des trois cheminées a $0^m,34$ de haut et un diamètre d'une dizaine de centimètres ; l'ouverture de la deuxième est ovale ($0^m,10 \times 0^m,08$) (1).

(1) La figure 3 représente une grande termitière de *Protermes minutus* observée aux environs d'Abidjan, dans la forêt épaisse.

Comme dans le nid d'*Odontotermes*, la consistance de la terre est partout la même; la périphérie est maçonnée à la manière des zones profondes : terre fine ou sablonneuse, à grains fortement agglomérés (fig. 4 et 5). La masse du nid est creusée de *très* nombreuses chambres subsphériques, à plancher plus ou moins aplani, de $0^{m},10$ à $0^{m},13$ de diamètre ; certaines se trouvent tout au plus à 7 ou 8 centimètres de la surface externe du nid.

Fig. 3. — Termitière de *Protermes minutus* édifiée sur le talus d'un sentier forestier (Forêt du Banko, environs d'Abidjan, Côte d'Ivoire.) Largeur $1^{m},20$.

Les cloisons séparant deux chambres voisines sont parfois très minces et dépassent de peu 2 millimètres d'épaisseur.

Les communications entre les chambres sont assurées par des galeries sinueuses, s'abouchant les unes avec les autres. Ces galeries sont de plusieurs sortes : les unes très étroites et presque cylindriques permettant tout au plus le passage de deux ouvriers cheminant de front, d'autres plus larges et à section ovalaire ont $2^{mm},5$ sur $1^{mm},5$; quelques-unes sont beaucoup plus larges : $0^{cm},5$ à $1^{cm},2$ et davantage; je les ai confondues, naguère, en partie avec des cavités appartenant à l'exoécie. Les galeries, en plusieurs points de leurs trajets, s'élargissent en cavités irrégulières, ayant parfois 1 à 2 centimètres de dimensions moyennes. Grandes et petites galeries débouchent directement dans les chambres qui, presque toutes, contiennent deux ou trois meules en calottes emboîtées les unes dans les autres (Voir p. 169). Au voisinage de la loge royale, elles sont vides pour la plupart.

La cellule royale est située à 0m,60 du faîte, au centre d'un massif composé de terre compacte contenant de très nombreux grains de quartz. Ce massif, à quelque distance de la loge royale, est lui-même creusé de chambres plates, hautes de 1 centimètre à 1cm,5, dont la superposition réalise une zone grossièrement feuilletée. Ces chambres plates ont constamment été trouvées vides. Le toit de la loge royale est percé d'une centaine de petits orifices circulaires, d'où partent d'étroites galeries, tandis que le plancher, parfaitement plan et lisse, n'en présente que trois. Les dimensions intérieures de la loge royale sont les suivantes : longueur, 140 mm. ; largeur, 65 mm. ; hauteur maximum, 31 mm. (fig. 2, Pl. I). Cette cellule est faite des mêmes matériaux que les chambres à meules et n'est point isolée du reste du nid.

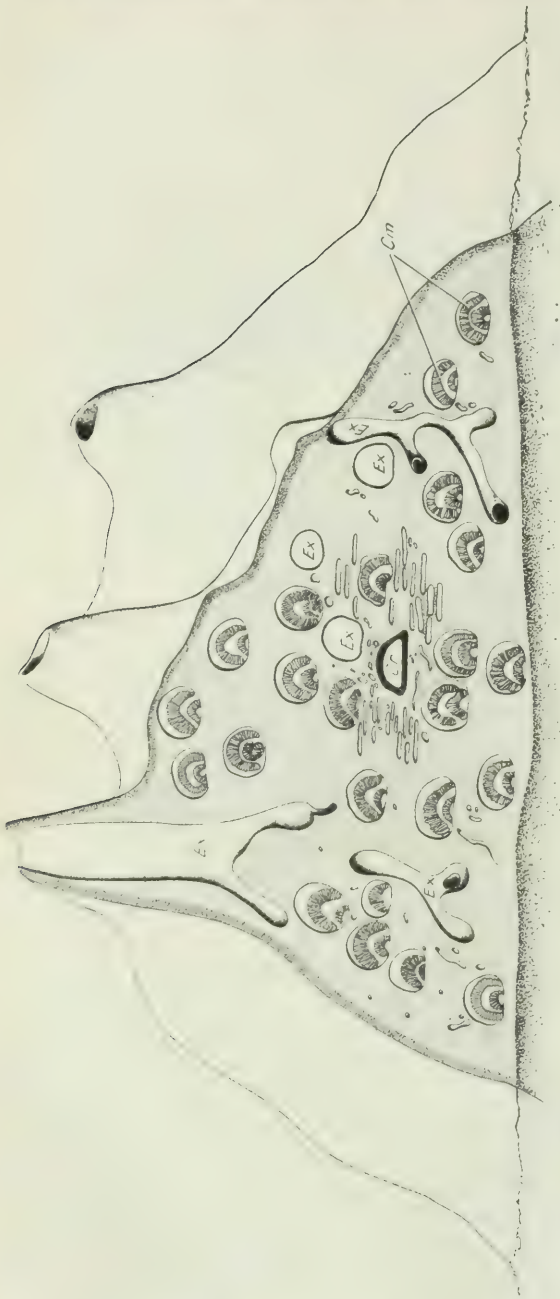


Fig. 1. *Protermes nigrifrons*. Coupe longitudinale schématique d'une termitière des environs de Danané (Côte d'Ivoire). — *Cr*. cellule royale ; *Cm*. chambres à meules ; *Ex*. exoécie.

Les cheminées qui surmontent la termitière sont vides et correspondent à l'exoécie de l'*Odontotermes sudanensis*. Elles s'enfoncent et se ramifient à l'intérieur de la termitière sous forme de grandes galeries cylindriques. A propos de ces dernières,

dans mon mémoire de 1937, j'ai commis une erreur, j'ai cru qu'elles appartenaient au système des couloirs et chambres d'habitation, alors qu'elles font partie intégrante de l'exoécie au même titre que les che-

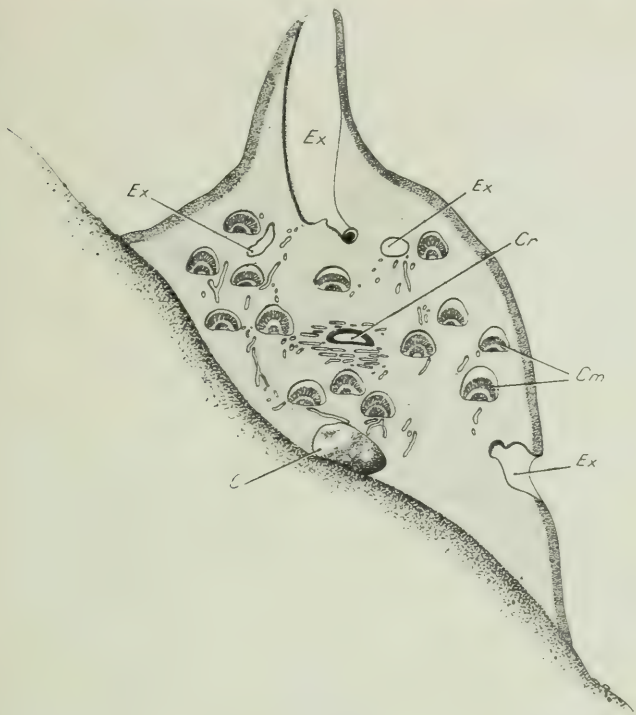


Fig. 5. — *Protermes minutus*. Coupe transversale de la termitière représentée par la figure 4. — *C*, caillou volumineux ; *Cm*, chambres à meules ; *Cr*, cellule royale ; *Ex*, exoécie.

minées. Elles ne communiquent point avec l'endoécie. Ici encore les deux systèmes demeurent séparés.

Les microtermes.

Ces minuscules Termites nidifient, avec prédilection, dans la muraille du dôme des *Bellicositermes*, dans l'épaisseur du monticule des *Odontotermes* ou aux abords même de ces termitières. On les trouve aussi associés aux *Trinervitermes* et probablement à bien d'autres genres. Pour ma part, je ne les ai observés qu'au sein ou au voisinage immédiat de nids construits par une espèce des genres *Bellicositermes*, *Odontotermes*, *Cubitermes* et *Trinervitermes*. Mais Desneux (1905), Fuller (1915) et Kemner (1934) assurent avoir trouvé respectivement des colonies de *M. mycophagus*, *M. incertus* Hagen et *M. insperatus* Kemner indépendantes de toute autre société. Ainsi, l'association avec d'autres Termites ne serait pas un trait

de mœurs constant chez les *Microtermes* ; elle n'en est pas moins une règle qui souffre peu d'exceptions.

La spécification des *Microtermes* restera malaisée tant que la révision générale des espèces du genre ne sera pas entreprise par un systématicien ayant sous les yeux tous les types décrits jusqu'alors. Besogne ardue mais utile. Dans le doute que comportent les déterminations spécifiques, il est impossible de savoir si tel ou tel *Microtermes* est inféodé à une unique espèce de Termites ou à plusieurs.

Les nids de quatre espèces sont connus avec quelques détails : *Microtermes mycophagus* (Indes, région de Bombay ; Desneux, 1904), *M. incertus* (Afrique australe ; Fuller, 1915)), *M. incertoides* Holmg. (Indochine ; Bathellier, 1927), *M. insperatus* (Java ; Kemner, 1934). Je puis aujourd'hui faire connaître ceux de deux autres espèces.

4. *Microtermes hollandei* Grassé.

Cette espèce installe ses colonies dans la muraille des dômes du *Bellicositermes natalensis*, ou, dans le sol, au-dessous d'elle.

Son nid, selon son importance, se compose d'un nombre plus ou moins élevé de logettes (fig. 6) qui sont de forme sphérique ou ovoïde et mesurent en moyenne de 20 à 30 millimètres ; certaines atteignent jusqu'à 40 millimètres. Leurs parois sont revêtues d'un enduit fin et très lisse. Elles communiquent entre elles par des galeries étroites, à section circulaire et à trajet peu sinueux. Aucun ordre particulier n'a pu être reconnu dans la disposition et la répartition des chambres. La particularité la plus importante réside dans leur spécialisation : les unes contiennent une meule et du couvain, d'autres des œufs et des larves, et enfin quelques-unes (les plus grandes) à la fois œufs, couvain et meule. Les œufs, réunis par milliers et plus ou moins adhérents les uns aux autres, forment des amas presque aussi gros qu'une noisette. La fécondité de la reine est prodigieuse.

Le nid s'étend dans une grande partie de la muraille et compte parfois des centaines de chambres (nous en avons compté 150 dans un seul secteur).

Les rapports du nid de *M. hollandei* avec celui du *B. natalensis* sont difficiles à reconnaître, si minutieuse soit la fouille. A plusieurs reprises, j'ai nettement vu une galerie allant d'une chambre à la cavité périhabitaculaire (*G*, fig. 6). Comme je l'ai déjà écrit, le *Bellicositermes* semble ignorer la présence du *Microtermes*.

On prend souvent dans l'habitacle du Termite du Natal des ouvriers ou des nymphes de *Microtermes*. La plupart d'entre eux sont tombés des chambres ouvertes pendant la démolition de la muraille ; mais il en est qui se trouvaient sur place avant l'ouverture de toute brèche. Ainsi, j'ai recueilli, en plein dans l'habitacle d'une petite termitière de *B. natalensis* (à Kouibli, Côte d'Ivoire), plusieurs dizaines de nymphes à longs

fourreaux alaires appartenant certainement à un *Microtermes*, et cela en l'absence d'ouvriers et de soldats !

5. *Microtermes chopardi* n. sp. (1).

Le nid de cette espèce se compose de nombreuses chambres sphériques creusées au-dessous du monticule de terre qui coiffe extérieurement la

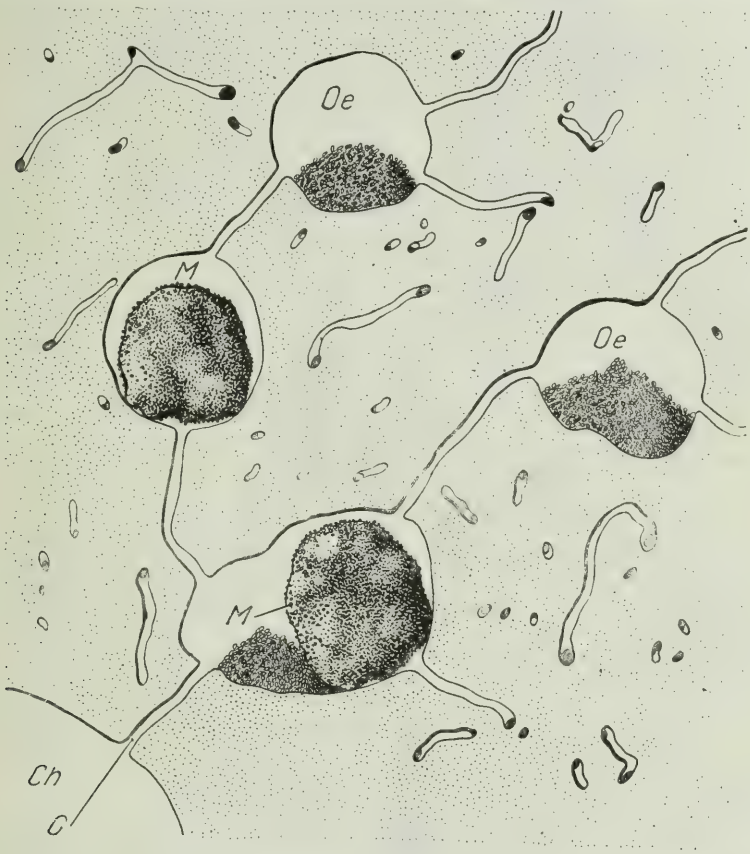


Fig. 6. — Nid de *Microtermes hollandei* dans la muraille d'un dôme de *Bellicositermes natalensis*. — *G*, galerie faisant communiquer l'habitation du *Microtermes* avec la cavité périhabitaculaire *Ch* de son hôte ; *M*, chambre à meule ; *Oe*, chambre à couvain et à œufs. (Odienné, Côte d'Ivoire.)

demeure des *Trinervitermes*. Elles se disposent sur une ou deux assises à la limite inférieure de la construction alvéolaire dans laquelle le *Trinervitermes* emmagasine des graines et des fétus de paille (fig. 7) ; elles augmentent en nombre au fur et à mesure qu'elles se rapprochent de la zone

(1) Cette nouvelle espèce se trouve décrite dans l'appendice systématique qui termine ce mémoire.

profonde centrale. Elles mesurent 3 à 4 centimètres de diamètre et sont revêtues d'une couche d'argile ou de terre fine soigneusement polie. Un

Fig. 7. — *Microtermes chopardi*. Nid enveloppant la base d'un monticule de *Trinervitermes*. — *M*, chambres du *Microtermes*. (Odienné, Côte d'Ivoire.)

réseau d'étroits couloirs, à section semi-lunaire, permet aux Termites de passer des unes aux autres.

Certaines chambres renferment une meule sur laquelle grouille une multitude de larves ; d'autres ne contiennent que des œufs rassemblés en amas et des nymphes pour la plupart accrochées au plafond de la cavité.

Ainsi la spécialisation constatée chez le *Microtermes hollandei* se retrouve ici.

La termitière de *Microtermes chopardi* nous a paru être en relation directe avec celle du *Trinervitermes*. Nous ne serons cependant pas absolument affirmatif, car, dans le dédale des galeries souterraines, il est presque impossible de reconnaître ce qui est à l'une et à l'autre espèce. Toutefois, la présence de couvain et de nymphes âgées appartenant au *Microtermes*, dans des chambres larges et basses, tapissées d'un enduit noirâtre, œuvre caractéristique des *Trinervitermes*, serait inexplicable si des communications n'existaient pas entre les deux termitières. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

Les ancistrotermes.

Les Termites du genre *Ancistrotermes*, très communs en Afrique occidentale, vivent souvent mélangés à d'autres espèces, parfois même au cœur des termitières, en pleine prospérité, construites par des *Amitermes*. Il ne s'agit plus alors d'un simple voisinage, mais bien d'une cohabitation intime. A cet égard, les *Ancistrotermes* poussent plus loin que leurs proches parents, les *Microtermes*, la pratique de l'inquilinisme. Toutefois, ils conservent la possibilité de mener une existence autonome, ainsi que l'atteste la trouvaille de nids exempts de tout mélange.

6. *Ancistrotermes cavithorax* (Sjöst.).

J'ai fait connaître (1937) la termitière que l'*Ancistrotermes cavithorax* construit dans les arbres creux. Faite de terre, elle se compose de chambres ovoïdes, quelques dizaines tout au plus, où se trouvent le couvain et les meules à champignons ; un réseau de galeries les unit les unes aux autres. La périécie s'étend loin du nid et, sous la protection de placards en terre, les ouvriers accompagnés de soldats, grands et petits, vont récolter le bois.

En outre, on peut tenir pour à peu près certain que l'*Ancistrotermes cavithorax* est capable d'élever un monticule épigé, analogue à celui des *Odontotermes*. Voici une observation qui appuie cette opinion. Aux environs de Danané (Côte d'Ivoire), j'ai fouillé une termitière en forme de borne cylindrique (fig. 8) faite de sable argileux. Elle mesurait $0^m,45$ de haut et $0^m,45$ de diamètre et se dressait dans un abatis pratiqué dans une forêt dense pour préparer une plantation de caféiers. Son endoécie comprenait des chambres ovoïdes, grosses comme un bel œuf de poule et pourvues de meules à champignons grouillantes de couvain ; toutes étaient creusées à même la terre et tapissées intérieurement d'un enduit argileux, bien lisse. Un système de couloirs, assez compliqué, unissait les chambres entre elles.

L'exoécie, bien développée, se composait de cavités grossièrement

cylindriques et plus ou moins flexueuses, courant dans la profondeur de la

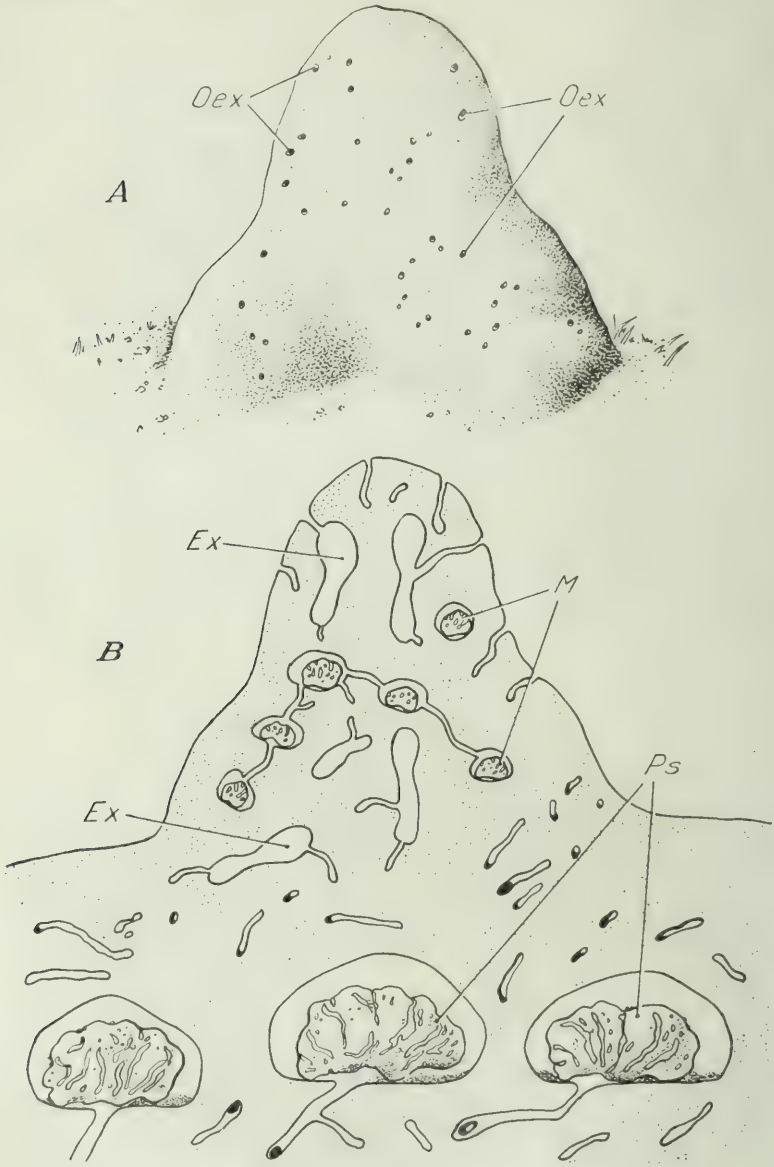


Fig. 8. — Petit tumulus élevé très probablement par *Ancistrotermes cavithorax*. — A. Vu de l'extérieur ; *Oex*, ouvertures de l'exoécie. — B. Coupe schématique ; *Ex*, exoécie ; *M*, meules de l'*Ancistrotermes* ; *Ps*, chambres du *Pseudacanthotermes spiniger*. (Le nid d'un *Acanthotermes* qui se trouvait plus dans la profondeur n'a pas été représenté.) (Environs de Danané, Côte d'Ivoire.)

bâtisse et larges de 2 à 3 centimètres. De ces sortes de boudins creux partaient de nombreuses galeries, beaucoup plus étroites (1 centimètre de

diamètre environ), dont plusieurs venaient déboucher à l'extérieur. La surface de la borne était, de ce fait, criblée d'orifices circulaires mesurant de 1 centimètre à $1^{cm},5$. Cette exoécie ne communiquait ni avec les chambres habitées, ni avec les couloirs de jonction. Elle ne ressemblait pas à celle des nids de *Protermes* et d'*Odontotermes*, puisque ses grandes cavités ne s'ouvraient pas directement à l'air libre, mais y accédaient par l'intermédiaire d'étroites galeries.

A la base du monticule, la fouille fit apparaître les grandes chambres d'un *Pseudacanthotermes spiniger*. Les galeries qui en partaient s'anastomosaient avec l'endoécie des *Ancistrotermes* ; ceci explique qu'ouvriers et soldats des deux espèces aient été trouvés cheminant côte à côte dans les mêmes galeries. Plus en profondeur, on atteignait le domaine d'un *Acanthotermes acanthothorax*.

En fait, trois termitières appartenant à trois espèces différentes se superposaient. La question est de savoir quel était le véritable constructeur du monticule. On peut d'emblée éliminer l'*Acanthotermes* qui hantait seulement la région souterraine.

On hésitera entre l'*Ancistrotermes* et le *Pseudacanthotermes*. La zone habitée par ce dernier se trouve si éloignée de la superstructure que l'on peut douter qu'il soit l'auteur de celle-ci. Au contraire, l'*Ancistrotermes* a sa demeure en entier dans le monticule qui, fait notable, possède une exoécie tout comme les constructions des *Macrotermitinæ* non fabricants de sciure de bois, *Macrotermitinæ* parmi lesquels se range le genre *Ancistrotermes*. Il est regrettable qu'en dépit de nos recherches nous n'ayons pas réussi à découvrir un autre nid de ce type.

Bien qu'à l'occasion l'*Ancistrotermes cavithorax* construise un nid autonome, il a une forte propension à élire domicile dans des zones où cohabitent plusieurs autres espèces de Termites. Témoin une termitière mixte trouvée sous un nid de *Cephalotermes rectangularis* Sjöst., non loin de Danané (Côte d'Ivoire) (fig. 9).

Ici vivaient dans une étroite promiscuité : *Pseudacanthotermes spiniger*, *Rostrotermes cornutus* Grassé et *Ancistrotermes cavithorax*. Immédiatement sous le nid en carton stercoral du *Cephalotermes* s'étageaient, sur une assez faible hauteur, les grandes chambres à meule du *Pseudacanthotermes*, puis un peu plus en profondeur le nid de l'*Ancistrotermes*, entre les loges duquel s'insinuaient les galeries et les petites chambres du *Rostrotermes*. Ajoutons qu'un nid de *Pericapritermes appelans* s'intriquait partiellement dans ceux du *Rostrotermes* et de l'*Ancistrotermes*, et pourtant paraissait indépendant de l'un et de l'autre ; toutefois, les galeries étaient si nombreuses et si emmêlées qu'il était impossible d'être affirmatif. Au-dessous de toutes ces termitières s'étendait une populeuse colonie d'*Acanthotermes acanthothorax*.

La société d'*Ancistrotermes* était de faible importance et se composait d'une douzaine de chambres à meules, grossièrement ovoïdes quoique un peu surbaissées, dont les parois étaient bien lisses. Le couvain s'entassait sur les meules. En outre, on découvrait quelques petites loges qui conte-

naient des amas d'œufs. Cette disposition rappellait celle qui existe chez *Microtermes hollandei*. De nombreux ouvriers et soldats d'*Ancistrotermes* furent pris dans des galeries larges et aplaties. Dans le dédale des

Fig. 9. — Complexe de termitières. — *Ce*, nid épigé en carton stercoral de *Cephalotermes rectangularis* ; *Ps*, grandes chambres à meule du *Pseudacanthotermes spiniger* ; *A*, loges à meules de l'*Ancistrotermes* ; *Ao*, chambre de la même espèce contenant exclusivement des œufs ; *A* ?, grande cavité surbaissée construite probablement par l'*Ancistrotermes* ; *R*, nid du *Rostrotermes cornutus* mélangé à des *Pericapritermes Pe*. (Région de Danané, Côte d'Ivoire.)

couloirs et des cavités qui serpentaient en tous sens, il était malaisé de reconnaitre l'œuvre de chaque espèce ; aussi, ne pouvons-nous dire si ces galeries appartenaient en propre à l'*Ancistrotermes*.

Non loin de la termitière furent capturés, dans une branche morte, des ouvriers d'*Ancistrotermes cavithorax* accompagnés de petits soldats. Dans le nid, les deux formes de soldats vivaient côte à côte : la grande l'emportant en nombre sur la petite.

7. *Ancistrotermes crucifer* (Sjöst.).

Silvestri (1914) a indiqué que l'*Ancistrotermes crucifer* habite dans la terre, mais n'a fourni aucune précision sur l'organisation de la termitière. Emerson (1928) rapporte que cette espèce a été prise, au Congo belge, dans les nids de *Bellicositermes natalensis* et de *Mirotermes orthognathus*. Je suis en mesure de confirmer les mœurs commensales de ce Termite, non avec des *Bellicositermes* et des *Mirotermes*, mais avec des *Amitermes*.

Dans la forêt dense qui s'étend entre Danané et Toulépleu, les grands nids en carton grisâtre de l'*Amitermes evuncifer* s'élèvent très haut, appuyés à un arbre (je ferai connaître ailleurs leur structure et l'éthologie de leurs occupants). C'est au cœur même de ces nids populeux, comptant des millions d'habitants, que l'*Ancistrotermes crucifer* élit domicile. Il bâtit ses meules à champignons, grosses environ comme un œuf de poule, dans des loges de dimensions appropriées qu'il réalise en abattant les cloisons qui séparent plusieurs alvéoles contigus, construits par l'*Amitermes*. Il fait ce travail avec soin et les parois des loges sont régulières; il prend la peine de les tapisser, au moins partiellement, d'un enduit argileux.

Ces chambres à meules sont réparties sans aucun ordre dans la vaste termitière : les unes sont dans la partie haute, les autres vers la base du nid (fig. 10). Pour se rendre des unes aux autres, les *Ancistrotermes* passent par les galeries et les alvéoles aménagés par leurs hôtes. Dans les mêmes cellules vivent les deux espèces et, sur les meules à champignons, courent des ouvriers et des soldats d'*Amitermes*. On ne peut imaginer une cohabitation plus intime.

En fait, l'*Ancistrotermes crucifer*, tout en continuant à rechercher par lui-même sa nourriture (voir Grassé, 1937), cesse de bâtir et adopte l'habitation d'un hôte qui l'accepte sans réserve.

Toutefois, tout en continuant à cohabiter avec *Amitermes evuncifer*, l'*Ancistrotermes* peut parfois construire un nid particulier. En voici un exemple.

Une termitière d'*Amitermes crucifer*, adossée à un arbre, massive de forme et haute de $1^{m},20$, recouvrait un nodule de terre renfermant une colonie d'*Ancistrotermes* du type *crucifer*, mais à soldats remarquablement grands (fig. 11). Une coupe verticale montrait les chambres à meule, creusées à même la terre sablonneuse et tapissées d'un enduit, bien visible au moment de l'ouverture, mais à peine perceptible sur les pièces conservées. Cet enduit de couleur blanchâtre était maculé de déjections ; il se composait d'une marne provenant de l'extérieur et non de matériaux pris sur place.

Chaque chambre affectait une forme régulière : sol plan et voûte en coupole surbaissée (6 cm. de diamètre, 3 cm. de plus grande hauteur). Cette voûte était criblée d'ouvertures (une vingtaine environ, larges en moyenne de 2 à 3 mm.) localisées surtout dans sa région centrale ; le plancher n'en présentait que quelques-unes. En plus des couloirs partant directe-

ment des chambres et dont le diamètre n'excédait guère 2mm,5, des galeries aplaties (8 à 10 mm. de haut sur 15 à 20 mm. de large) couraient entre les loges et servaient à la circulation. Elles n'étaient pas sans

Fig. 10. — Grande termitière d'*Amitermes evuncifer* contenant les chambres à meules et à couvain (*A*) de l'*Ancistrotermes crucifer*; *Zc*, zone où le couvain de l'*Amitermes* abonde ; *Ar*, maîtresse branche enveloppée par la termitière et rongée par des larves de Cétonides. (Route de Danané à Toulépleu, Côte d'Ivoire.) Hauteur de la termitière : 3m,10.

rappeler celles qui ont été décrites dans le nid de l'*Ancistrotermes cavithorax* creusé sous la termitière de *Cephalotermes rectangularis*.

Les œufs, extrêmement abondants, s'entassaient dans des loges parti-

culières, à sol bien horizontal; tandis que le couvain était rassemblé sur les meules qui portaient, outre les mycotêtes, de magnifiques mycostèles.

La reine ne fut pas découverte ; il est vrai que la termitière ne fut qu'incomplètement fouillée.

Mélangée aux *Ancistrotermes* se trouvait une petite colonie de *Rostrotermes cornutus*. Je dois dire que, dans la note relative à cette intéressante espèce (1943), j'ai omis de signaler cette cohabitation avec l'*Ancistrotermes*

Fig. 11. — Autre termitière d'*Amitermes evuncifer* (*Am*) adossée à un arbre et enveloppant complètement un monticule de terre où une colonie d'*Ancistrotermes crucifer* (*A*) a élu domicile et où vit une petite société de *Rostrotermes cornutus* (*R*). Le contour pointillé *Cop* correspond à l'emplacement d'un nid de *Coptotermes sjöstedti*, inclus entièrement dans la termitière de l'*Amitermes* et sans communication avec elle ; *Ra*, racine de l'arbre servant de point d'appui. (Route de Danané à Toulépleu, Côte d'Ivoire.)

et l'*Amitermes evuncifer*. Un autre nid était encore inclus dans la termitière de l'*Amitermes* ; il appartenait à un *Coptotermes sjöstedti*. Aucune communication directe n'existait entre lui et les autres nids.

Vraisemblablement, la termitière des *Ancistrotermes* était plus jeune que celles des *Amitermes*, mais cela n'est point certain. De nouvelles observations, faites dans des conditions meilleures ou expérimentales, sont nécessaires pour savoir si l'*Ancistrotermes* bâtit d'abord sa propre habitation, puis passe secondairement dans celle des *Amitermes* du voisinage, ou bien si d'emblée il s'installe dans la demeure d'autrui.

De toutes façons, les *Ancistrotermes* s'accommodent indifféremment de la vie sociale autonome ou bien de l'inquilinisme, qu'il soit relatif ou absolu.

B. — Les nids a cellule royale isolée et a habitacle distinct.

Les Termites qui construisent des nids de cette sorte appartiennent aux genres *Acanthotermes*, *Macrotermes* et *Bellicositermes*.

Nous y rattachons les *Pseudacanthotermes*, bien qu'une partie de leur nid se compose de chambres séparées et que nous ne connaissions pas la cellule royale. Car tous ces Termites, outre les meules à champignons, confectionnent des amas de sciure de bois ou de débris végétaux finement émiettés.

8. *Pseudacanthotermes spiniger* (Sjöst.).

Cette espèce est fréquente dans les forêts de l'Afrique occidentale et pénètre aussi dans les savanes de la zone guinéenne. J'ai fourni (1937) divers renseignements sur le polymorphisme de ses soldats.

Notre information sur son éthologie était des plus sommaires et se bornait, jusqu'ici, aux quelques renseignements mentionnés dans mon mémoire de 1937. Les observations réunies au cours d'un nouveau séjour en Côte d'Ivoire me permettent de mieux faire connaître l'industrie de cette belle espèce.

La termitière est souterraine et se compose d'une série de chambres dont les dimensions moyennes sont un peu inférieures à 10 centimètres de long sur 5 à 6 centimètres de haut (fig. 12). Le sol en est uni et horizontal. Chaque chambre rappelle par sa forme une noix de coco dont on aurait enlevé une épaisse tranche longitudinale et contient *une seule* meule de 7 centimètres de long sur 5 de haut. Sur ces meules, j'ai prélevé un grand nombre de soldats et d'ouvriers, ce qui me garantit l'identification du nid. Les parois de la chambre sont recouvertes d'un enduit argileux, peu épais.

Les meules sont faites d'une matière brunâtre, homogène, creusée de quelques trous ou vallées. Du premier coup d'œil, leur couleur et leur aspect massif permettent de ne pas les confondre avec les meules des autres *Macrotermitinæ*. Leurs mycotêtes sont peu nombreuses, mais atteignent jusqu'à 3 millimètres de diamètre.

Tout autour de la meule et même sous elle, est épandue une couche plus ou moins épaisse d'une sciure de bois très humide.

Dans le plancher de chaque chambre s'ouvre une galerie descendante et oblique, assez large, qui communique avec un dédale de galeries plus étroites (fig. 12).

La termitière compte un grand nombre de chambres disposées sur plusieurs étages et distribuées sur une vaste surface (2 à 3 mètres de diamètre et souvent probablement davantage). Je n'ai pas eu la chance de découvrir la cellule royale.

Les loges du *Pseudacanthotermes spiniger* sont creusées aux abords immédiats ou au sein même des nids bâtis par d'autres Termites. Ainsi,

j'en ai trouvé dans la muraille d'un grand dôme de *Bellicositermes natalensis*. Cette propension au commensalisme a fait commettre de nombreuses erreurs d'attribution. Selon BEQUAERT (1913), *Pseudacanthotermes spiniger* serait le constructeur des gigantesques termitières en tumuli qui sont fréquentes aux environs d'Élisabethville (Congo belge). EMERSON

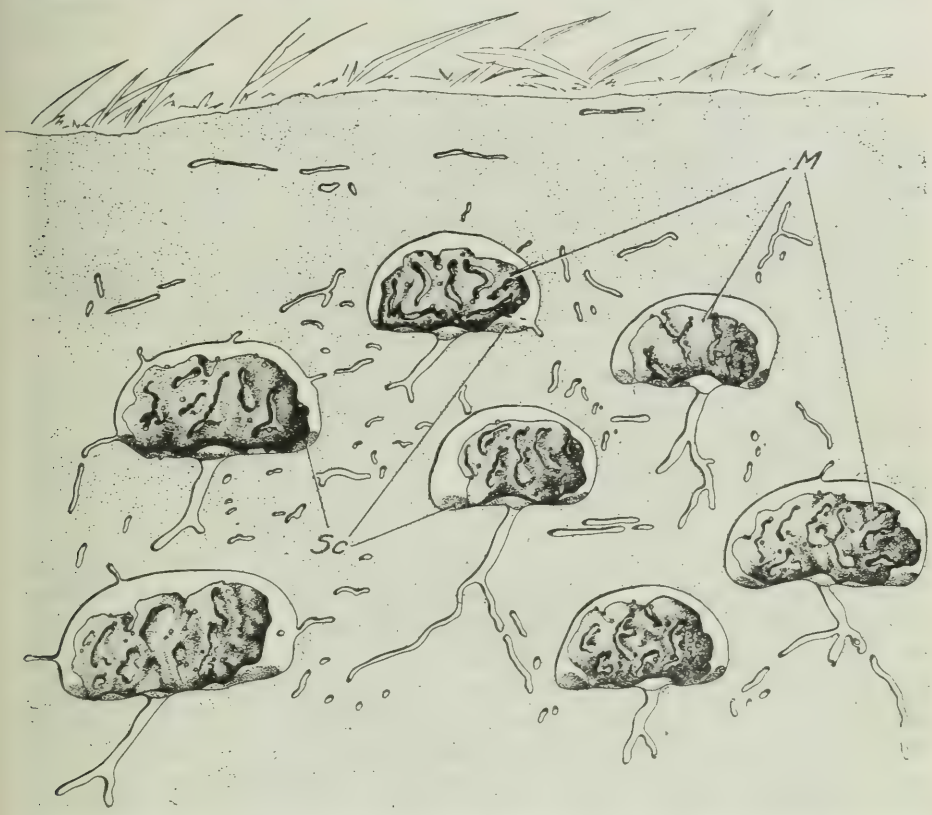


Fig. 12. — Coupe schématique à travers un nid de *Pseudacanthotermes spiniger*. — *M*, *meules*; *Sc*, sciure de bois.

(1928) partage cet avis, mais nous avons déjà exprimé notre opposition à cette détermination.

Aujourd'hui, on peut être formel : les grands tumuli du Katanga (de 6 à 12 mètres de haut, 500 à 600 mètres cubes de terre, HEGH 1922) sont l'œuvre d'un *Bellicositermes* (probablement *B. goliath*). En effet, la structure interne de ces immenses constructions ne correspond nullement à celle d'un *Pseudacanthotermes*, mais bien à une termitière de *Bellicositermes* (1).

(1) BEQUAERT écrit : « La structure interne de ces nids, que j'ai pu, à maintes reprises, étudier à Élisabethville, ne diffère pas essentiellement de ce que l'on connait pour d'autres espèces édifiant des monticules (*Termes natalensis* Hav., etc.) »

D'autre part, RINGOET (cité par HEGH, 1922, p. 401) y a trouvé au moins trois occupants différents, à savoir : *Bellicositermes goliath*, *Pseudacanthotermes spiniger* et un *Odontotermes* indéterminé. Il est infiniment probable qu'une fouille pratiquée par un spécialiste eût révélé un plus grand nombre d'espèces dans le même tumulus. La première des trois espèces trouvées par RINGOET habite le centre et le sommet du nid, tandis que le Termite spinigère « se contenterait d'établir ses chambres et galeries dans les parties non habitées de la base du nid ».

Je n'affirmerais pourtant pas qu'il soit incapable d'ériger une construction épigée. Une termitière à population mixte m'a embarrassée ; je l'ai décrite avec détail dans les pages consacrées aux *Ancistrotermes* qui l'habitaient avec les *Pseudacanthotermes*. Toutefois, je ne crois pas que ceux-ci en soient les constructeurs, et j'appuie mon opinion sur des arguments qui, sans être absolument décisifs, me paraissent assez solides.

Un point acquis est le penchant du Termite spinigère à cohabiter avec d'autres espèces. Nous en reparlerons à propos des termitières mixtes.

9. *Acanthotermes acanthothorax* (Sjöst.).

Les seules données relatives à la nidification de cette belle espèces sont dues à l'explorateur naturaliste BUCHHOLZ et rapportées par SJÖSTEDT dans sa première monographie (1900) sur les Termites d'Afrique. J'avais cru pouvoir insinuer, dans un ouvrage précédent (1937), que l'attribution par BUCHHOLZ du nid qu'il avait observé à *Acanthotermes acanthothorax* était problématique : c'était à tort. Si les descriptions de BUCHHOLZ sont confuses et sommaires, elles ne s'en rapportent pas moins à l'espèce en question, comme j'ai pu m'en assurer par de nouvelles recherches. Il est probable que l'entomologiste allemand a vu les meules à champignons et les boules de sciure, mais a confondu les unes avec les autres. Je me contenterai maintenant d'exposer mes propres observations.

Acanthotermes acanthothorax, espèce commune dans la zone forestière de la Côte d'Ivoire, exploite le bois pourri, chemine sous les écorces, mine les murs en terre battue, vit et travaille souvent en compagnie de Termites appartenant à d'autres espèces. Il nidifie dans le sol à des profondeurs moyennes dépassant le demi-mètre.

Sa termitière se compose de plusieurs grandes cavités ou poches creusées dans la terre, plutôt irrégulières de forme et mesurant environ une vingtaine de centimètres de diamètre (fig. 13). Certaines sont oblongues, et les plus vastes mesurent 12 centimètres de large et de haut sur 30 centimètres de long. Les parois de ces cavités sont assez lisses et revêtues d'un enduit argileux épais de 1 à 2 millimètres. Un système compliqué de larges galeries (3 à 4 cm. de diamètre) et de couloirs étroits relie les chambres les unes aux autres. Les larges galeries ou avenues sont tapissées du même enduit que les cavités (fig. 13).

Les cavités sont compartimentées par une construction, très légère,

faite de minces lamelles d'argile s'entrecoupant de manière à délimiter des cellules. Le tout ressemble à l'habitacle d'un *Bellicositermes* (voir p. 124), mais en beaucoup plus délicat, en beaucoup plus fragile. Les cellules formées par l'enchevêtrement des cloisons sont nombreuses et, par suite, de petites dimensions (3 à 5 cm. de côté). Leur forme varie à l'extrême; certaines sont presque entièrement closes et communiquent avec les voisines par d'étroits passages à la taille des occupants; il en est au contraire

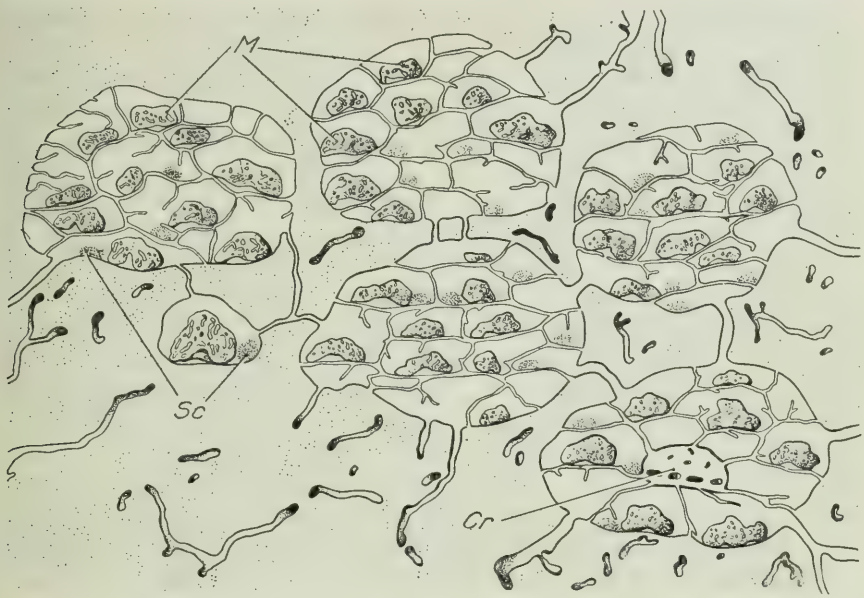


Fig. 13. — Nid d'*Acanthotermes acanthothorax*. — *M*, meules à champignons; *Sc*, sciure de bois; *Cr*, cellule royale.

qui, très mal clôturées, s'ouvrent largement les unes dans les autres. Presque toutes contiennent une meule à champignons qui repose à pl at sur leur plancher horizontal. En outre, presque toujours, on découvre auprès de la meule et dans la même loge une boule ou olive de sciure de bois ressemblant beaucoup à celles que confectionnent les *Bellicositermes*, aussi mouillée mais plus finement grenue. Les boules mesurent en moyenne 2 centimètres de diamètre; les olives ont jusqu'à 3 centimètres de grand axe (fig. 9, Pl. V).

Le remplissage alvéolaire d'une poche est très irrégulier ; notre dessin schématique le représente simplifié ; pour en avoir une idée exacte, il faut se rapporter aux figures 9 et 10 de la planche V. L'épaisseur des lamelles varie entre $0^{mm},3$ et 1 millimètre ; elle augmente lorsque des éléments étrangers incorporés à l'argile la rendent moins plastique.

Les loges à meules ne sont pas toujours contiguës ; souvent entre elles s'interposent des espaces plus ou moins irréguliers, découpés par des cloisons, qui restent vides. Toutes les cavités communiquent entre elles

par des orifices. L'ensemble donne l'impression d'une rocaille, d'un tuf extrêmement léger et vésiculeux.

Les parois sont mouchetées d'innombrables macules, jaunes ou brunes, qui sont autant de chiures déposées par les habitants.

L'humidité qui règne dans les cavités est assez forte pour que les lames d'argile conservent une certaine plasticité.

Les meules à champignons, de confection assez grossière, creusées, de quelques vallées peu nombreuses et larges, sont pauvres en mycotêtes, dont les dimensions sont assez fortes, mais n'excèdent pas $2^{mm},5$ de diamètre.

Les cellules royales que nous avons découvertes étaient de petites dimensions, et rien ne nous permet d'affirmer qu'elles ne sont pas plus grandes dans les termitières plus âgées et plus peuplées que celles que nous avons inventoriées (fig. 10, Pl. V).

La cellule royale est située au centre de l'habitacle, bien individualisée et pourvue d'une paroi propre comme celle des *Bellicositermes*, dont elle a la forme en amande aplatie. Sur elle s'appliquent des cloisons plus épaisses que celles du reste de l'édifice. Elle mesure en moyenne 45 millimètres de long sur un peu moins de 30 de large et 16 de haut. Elle est exactement horizontale. Son caractère distinctif est le nombre élevé et la grande largeur de ses orifices : un exemplaire de 4 centimètres de long en possédait huit, de dimensions variant entre 2 millimètres et $5^{mm},5$; ainsi les soldats, même les plus grands, ont un libre accès à la loge royale.

L'épaisseur des parois varie, selon les points considérés, de 2 à 6 millimètres, le plafond et le plancher étant plus minces que les faces latérales. Les trois cellules royales que nous avons récoltées avaient sensiblement les mêmes dimensions.

Au demeurant, les grandes poches contenant une construction alvéolaire correspondent à l'habitacle des *Bellicositermes*, mais une seule d'entre elles contient une cellule royale. « L'échafaudage » argileux sur lequel reposent les meules est beaucoup plus léger que celui qu'édifient les Termites belliqueux ou les Termites du Natal.

En plus des grandes poches, on observe, çà et là, de petites loges isolées, mesurant environ 6 centimètres de long sur 4 de large et contenant une meule et une olive de sciure. Il est fort vraisemblable que de telles loges sont le point de départ d'une grande poche, dont le compartimentage par lames d'argile se fera au fur et à mesure de son agrandissement.

Les Bellicositermes.

Dans mon mémoire de 1937, j'ai fait connaître l'architecture et les aitres du nid des *Bellicositermes* qui est le plus complexe de toutes les constructions édifiées par des animaux. Je renvoie donc à cet ouvrage pour la description d'ensemble à laquelle j'ai peu à ajouter.

10. *Bellicositermes natalensis* (Haviland).

a. *Variations de la forme extérieure du nid.* — En Afrique occidentale, le Termite du Natal est le *Bellicositermes* de beaucoup le plus commun. Il bâtit des nids dont la forme et la disposition intérieure varient si largement que, souvent, je me suis demandé s'ils étaient l'œuvre d'une même espèce. La plupart des termitières observées tant au Niger, en Côte d'Ivoire, qu'en Guinée se rangent parmi les trois types que j'ai décrits. Un premier type concerne les nids en cône aigu flanqué de nombreux conules latéraux ; un deuxième englobe les dômes trapus à surface mamelonnée, avec seulement deux ou trois gros cônes latéraux ; enfin un troisième comprend les dômes plus élevés et nantis de puissantes tourelles plus ou moins cylindriques.

Cette classification s'avère quelque peu arbitraire et, entre les trois types, il est maints termes de passage. Enfin, il serait peut-être légitime d'admettre un quatrième type, correspondant aux nids en cône simple, massif et arrondi au sommet (fig. 14, Pl. VII).

De nouvelles études me conduisent à admettre que les occupants et constructeurs de ces énormes édifices appartiennent à l'espèce *natalensis*, au moins si l'on en juge par leurs soldats, grands et petits. En général, les soldats provenant d'un même nid se ressemblent étroitement : le galbe et les dimensions de la tête et du thorax sont à peu près identiques, tandis que, d'une termitière à une autre, ces caractères varient (1). Les variations sont si faibles, si ménagées, qu'il ne nous a pas paru possible de distinguer morphologiquement ni des sous-espèces, ni des races locales. Les individus ailés montreraient, peut-être, les caractères distinctifs cherchés en vain sur les soldats.

Toutefois, comme, dans une région donnée, un type de nid l'emporte en nombre sur les autres, j'inclinerai à admettre l'existence de races éthologiques ou locales à peine marquées morphologiquement mais douées d'habitudes différentes.

Les nids les plus aigus (type I) abondent surtout dans la savane guinéenne ; les nids des types II et III, en forêt ; le type III (le moins répandu) est commun dans la région de Man. Le type IV (cône simple) se rencontre dans la savane sèche de Toumodi et aux environs de Bingerville (Côte d'Ivoire) ; il existe aussi au Congo belge (May ya Moto, altitude 950 m.), ainsi qu'en fait foi la photographie 14, planche VII.

Toutefois, en aucune région, la dominance d'un type n'est absolue. En allant de Man à Duékoué (Côte d'Ivoire), j'ai soigneusement noté les changements de forme : les grandes termitières deviennent de moins en moins massives et passent au type cathédrale à tourelles aiguës ; tandis

(1) L'étude doit porter exclusivement sur les soldats provenant de sociétés adultes. On sait, en effet, que les individus des jeunes termitières sont nettement plus petits (*nanisme juvénile*) que ceux des termitières âgées et ont souvent un nombre moins élevé d'articles antennaires. La termitière adulte est celle qui est capable d'engendrer un essaim.

que, çà et là, apparaissent des nids en dôme massif sur lequel s'érige brusquement un faisceau de tourelles grêles.

L'aire de distribution géographique de *Bellicositermes natalensis* est immense, mais, en dehors de l'Afrique occidentale française, la nidification de cette espèce n'a été étudiée qu'en Afrique australe par Cl. Fuller (1915). Au Natal, ce Termite construit des dômes qui appartiennent, semble-t-il, à notre type IV (fig. 1, Pl. XXVIII du mémoire de Cl. Fuller), mais ils sont rares et ne dépassent guère une hauteur de $1^m,60$ et un diamètre de $2^m,60$ à leur base. Dans la savane, autour de Prétoria, le nid apparait extérieurement comme un monticule de $0^m,90$ à $1^m,20$ de diamètre et haut d'une quarantaine de centimètres tout au plus. Ainsi, nous sommes bien loin des énormes « cathédrales » qu'édifie le même Termite en Afrique occidentale. D'après Cl. Fuller, les nids sont rarement isolés ; d'ordinaire, on les trouve dans des emplacements où d'autres termitières se sont succédé. Ces *nest-sites*, pour parler comme l'entomologiste sud-africain, paraissent faits d'un grand nombre de monticules en partie démolis par les pluies ou défoncés par les Oryctéropes ; un seul cône serait habité. En vérité, on ne sait ce que signifie ces *nest-sites*, et de nouvelles études sont nécessaires pour les comprendre.

Le point important à retenir est que le Termite du Natal donne à sa demeure des formes extrêmement variables. Il est même vraisemblable que, sous certains climats, la termitière reste indéfiniment hypogée ; c'est ce que suppose Cl. Fuller pour la région montagneuse du Witwatersrand (1 500 mètres d'altitude).

b. *Architecture interne du nid.* — La description que nous avons donnée (1937) de l'architecture interne des grands nids du Termite du Natal nous parait suffisamment explicite et détaillée pour que nous n'ayons pas à la reprendre ici.

Nous appellerons cependant l'attention sur des zones feuilletées, faites de minces cloisons d'argile superposées, distantes de 4 à 6 millimètres les unes des autres et presque parfaitement horizontales. Ce feuilleté s'observe surtout dans les parties basses et centrales de l'habitacle. A l'intérieur des espaces qui séparent les cloisons superposées, on ne trouve jamais de meules à champignons, mais souvent un très grand nombre de larves de tous âges. Les zones feuilletées s'étagent souvent sur une hauteur d'une quinzaine de centimètres. L'habitacle des grandes termitières devient irrégulier à sa périphérie et à sa face supérieure. Parfois, il porte sur les côtés des sortes de colonnes irrégulières, creuses et *ajourées*, cloisonnées par des rampes intérieures, elles-mêmes percées de larges ouvertures. Ces colonnes, très propices à une circulation intense, s'observent surtout dans les sociétés âgées et populeuses. Elles témoignent d'une extrême habileté de la part de leurs constructeurs (fig. 11, Pl. V).

En général, la loge royale est entourée d'alvéoles petits et vides de meules à champignons.

A la description de la muraille, nous ajouterons que souvent on trouve dans sa partie basale, à intervalles réguliers, sept ou huit grandes galeries

qui s'élèvent, vers le sommet du cône, suivant une génératrice ; après un parcours plus ou moins long, elles se rétrécissent et se ramifient un grand nombre de fois. Dans les hautes termitières à clochetons, les galeries qui conduisent hors du nid, tout en courant sous terre, partent directement de la cave (espace situé entre le socle et le plan sur lequel reposent les piliers) ou de grands entonnoirs qui s'ouvrent à la périphérie du plancher de la cave.

Les très grandes termitières en « cathédrale » (3 m. à $3^{m},80$ de haut) ont leur base renforcée par des sortes de contreforts. Vus en coupe, ceux-ci se montrent creusés de vastes cavités qui communiquent largement avec la cave ; certaines ont jusqu'à 25 centimètres de large et descendent obliquement dans le sous-sol.

c. *Développement du nid.* — Le nid de *Bellicositermes natalensis*, au cours de son existence, subit de graduelles et incessantes transformations. Partant de l'unique cellule souterraine que le couple royal a aménagée aussitôt après l'essaimage et la parade nuptiale, il devient l'énorme édifice qui domine les herbes et les arbustes de la savane. Sa croissance est lente et va de pair avec celle de la population (1).

Jusqu'ici, nous n'avons réuni de documents que sur les nids trahissant leur existence par un indice extérieur. Les plus jeunes que nous ayons étudiés commençaient à former leur dôme central, qui pointait comme une bosse à la surface du sol. En fait, le nid était encore entièrement souterrain.

La fouille de telles termitières exige quelques précautions : à 1 mètre environ du monticule, on ouvre une tranchée large de $0^{m},50$ et profonde d'un mètre ; peu à peu on l'élargit de façon à attaquer l'édifice par un plan bien vertical et à obtenir des coupes nettes, faciles à comprendre.

Le dôme épigé de la plus petite de ces jeunes termitières mesurait $0^{m},80$ de diamètre et son sommet atteignait une hauteur maximum de $0^{m},14$.

Nous y distinguerons trois parties : l'habitacle, le système des cavités et le dôme (fig. 14 et fig. 16, Pl. VIII).

L'habitacle, bien que tout entier hypogé, constituait une bâtisse autonome autour de laquelle régnait un espace libre qui le séparait de la terre. Il affectait la forme d'une marmite ventrue et bosselée ; sa hauteur était exactement de $0^{m},33$ et sa plus grande circonférence de $1^{m},23$. Une lame d'argile qui lui servait d'enveloppe était percée d'orifices circulaires, peu nombreux, dont le diamètre allait de $0^{cm},5$ à 2 centimètres ; cette dernière dimension était la moins fréquente. La lame d'argile n'avait guère plus d'un millimètre d'épaisseur, d'où sa grande fragilité ; elle se soulevait en plis circulaires et superposés qui ressemblaient un peu aux volants d'un jupon de femme. L'enveloppement de l'habitacle par une paroi continue (compte non tenu des orifices de communication) est assurément l'un des caractères saillants du nid à ce stade.

(1) Les observations de Tragardh (1903) sur la formation du dôme des *Bellicositermes* sont si erronées qu'elles ne valent pas d'être discutées. Elles ont eu cependant le mérite de montrer que la partie épigée du nid est précédée par un établissement souterrain et que les matériaux proviennent de la profondeur.

Le fond de la marmite était plan et assez *épais* ; il formait un socle que soutenaient de nombreux piliers (fig. 14) qui *tous étaient en continuité* avec le sol sous-jacent (à comparer avec la description du nid âgé, donnée dans

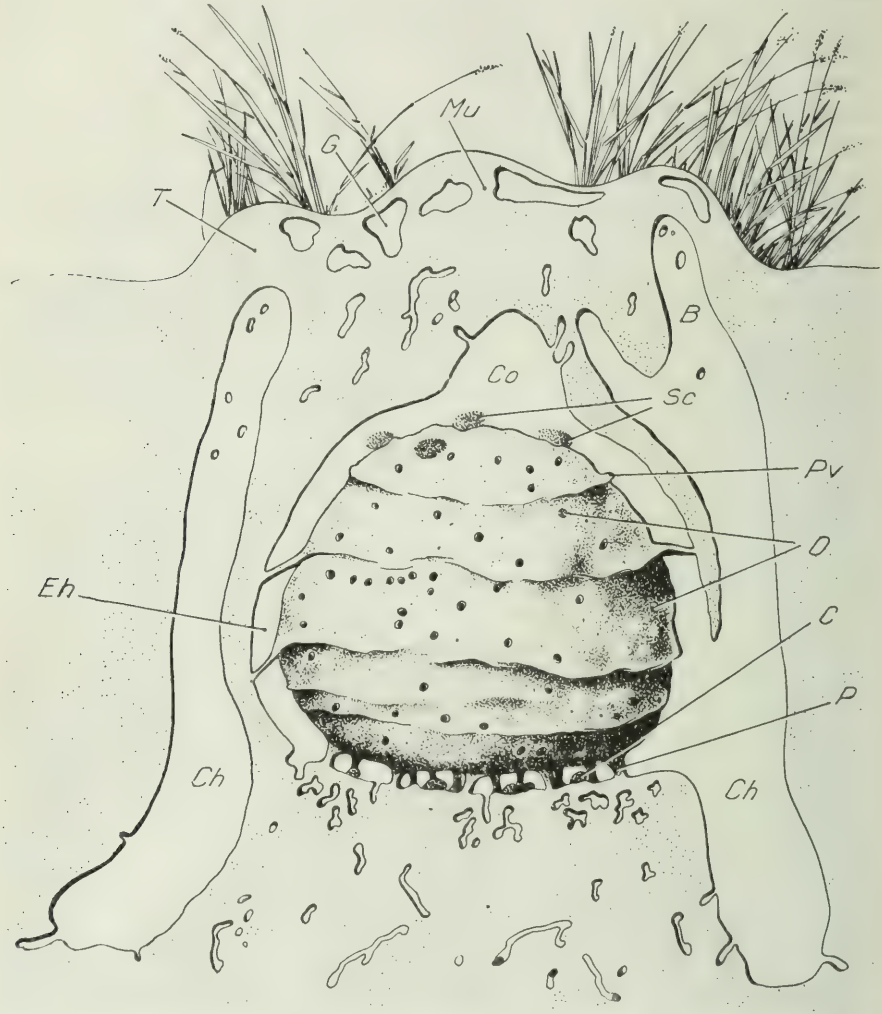


Fig. 14. — Coupe d'une jeune termitière de *B. natalensis*, passant par l'ouverture qui fait communiquer la cavité périhabitaculaire avec la cheminée de droite. — *C*, cailloux ; *Ch*, cheminées verticales ; *Co*, coupole surmontant l'habitacle ; *P*, piliers de l'habitacle ; *Pv*, « plis en volant » de l'habitacle ; *Mu*, muraille épigée ; *Sc*, amas de sciure de bois déposés sur le toit de l'habitacle ; *O*, orifices de l'habitacle ; *T*, amorce des tourelles ; *Eh*, espace libre autour de l'habitacle.

notre mémoire de 1937). Ces piliers n'avaient pas la forme conique parfaite qu'ils devaient prendre plus tard ; leur base était plus ou moins épatée et leur sommet quelque peu élargi. Mon impression était qu'ils portaient la majeure partie du poids de l'habitacle qui n'entrait en rapport avec la

terre environnante que par quelques prolongements envoyés par les plis en volant de l'enveloppe argileuse.

La structure intérieure de l'habitacle présentait une particularité remarquable. Contrairement à ce que l'on aurait supposé, les meules à Champignons étaient de très grande taille et peu nombreuses. L'une d'elles formait une masse relativement énorme, sorte de manchon situé vers la périphérie, dont les trous, les vallées, étaient traversés par des lames et des colonnes d'argile. Il était donc impossible de la dégager sans briser la majeure partie de l'habitacle. Les alvéoles supérieurs contenaient de nombreuses boules de sciure de bois humide, et, fait assez inattendu, sur le toit de l'habitacle — c'est-à-dire en dehors de toute loge — reposaient plusieurs amas de sciure, comme si la masse de celle-ci dépassait la capacité de l'habitacle.

La cellule royale, contenue dans un plan horizontal passant entre le tiers et le quart de la hauteur, mesurait extérieurement $6^{cm},6$ de long, $4^{cm},6$ de large et $2^{cm},5$ de hauteur ; ses dimensions intérieures correspondantes étaient $5^{cm},5$, $3^{cm},5$, $1^{cm},2$. Le plancher était épais de $0^{cm},8$ et le toit, par endroits, de $0^{cm},3$ seulement. La reine ne dépassait guère 40 millimètres de long.

Le système des cavités souterraines était complexe. Il comprenait :

1° La cavité qui règne autour, au-dessus et au-dessous de l'habitacle ;

2° Six ou sept cheminées verticales disposées autour de l'habitacle et communiquant avec la cavité précédente ;

3° Un réseau de larges galeries et de loges creusées dans le « sous-sol » de la termitière, dans la terre sur laquelle reposent les piliers, dans la voûte épigée (1, 2 et 3 forment l'ensemble de l'*endoécie*).

4° Le *réseau routier* (*périécie*), rayonnant de la termitière dans toutes les directions et utilisé pour la recherche des aliments, du bois pour les meules, de l'argile pour l'habitacle.

L'espace laissé libre entre la terre et l'habitacle, *espace péri-habitaculaire* (*Eh*, fig. 14), épouse à peu près la forme de celui-ci ; il est large de quelque 3 à 5 centimètres (parfois moins), selon les régions considérées. Le sol sur lequel les piliers prennent appui est à peu près plan horizontal ; il est parfaitement déblayé, il n'y reste que de gros cailloux, trop lourds pour être déplacés par les ouvriers (*C*, fig. 14).

Au-dessus de l'habitacle, la cavité s'agrandit vers le haut et forme un dôme, qui, manifestement, correspond à la grande cavité qui existe dans les nids du type I (*Co*, fig. 14).

Dans la terre, autour de l'habitacle, sont creusées six à sept cheminées verticales de grandes proportions. Leur disposition est rayonnante ; elles débutent à un niveau inférieur au socle de l'habitacle et se terminent à quelques centimètres au-dessous de la surface du sol. Vers le bas, elles sont à peu près cylindriques ; vers le haut, elles s'aplatissent dans le sens tangentiel tout en s'étendant vers l'extérieur (*Ch*, fig. 14 et 15 ; fig. 17, Pl. VIII) ; elles ont grossièrement la forme d'un triangle rectangle dont le grand côté est tourné vers l'habitacle, le petit côté vers le haut,

l'hypoténuse vers l'extérieur. Ces vastes cheminées communiquent très largement avec la « cavité péri-habitaculaire », dont elles ne sont, à tout prendre, que des expansions, que des poches latérales (fig. 15). A leur sommet, certaines se bifurquent (*B*, fig. 14) et envoient un prolongement dans une des tourelles épigées. On remarque d'ailleurs que l'emplacement des

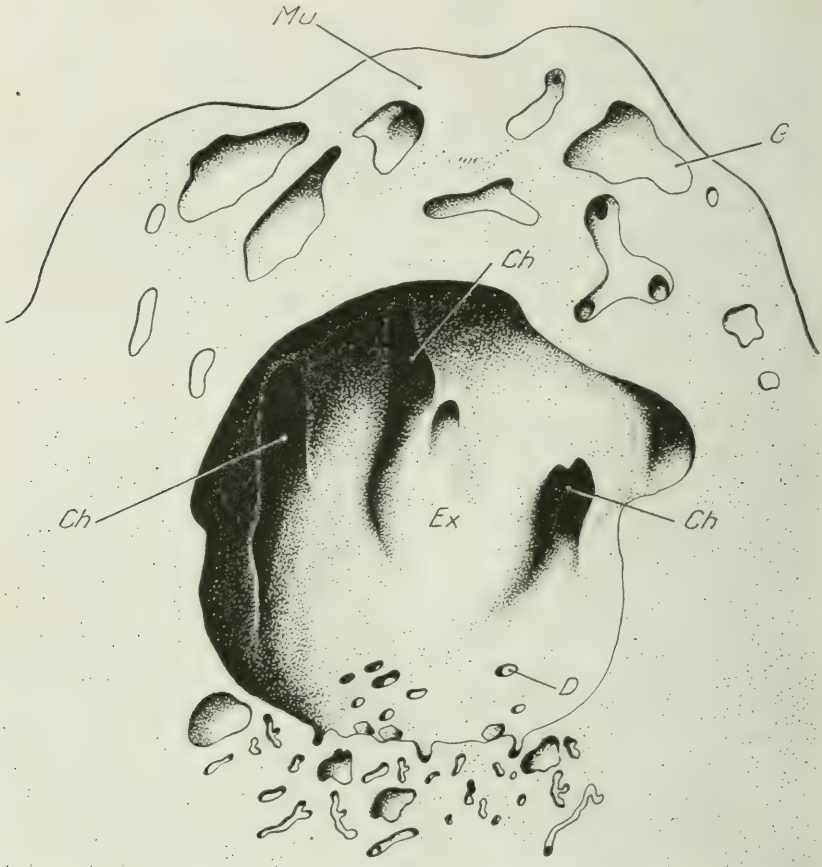


Fig. 15. — Coupe d'un nid plus âgé de *Bellicositermes*, après enlèvement de l'habitacle afin de montrer le système des cavités. — *Ex*, cavité périhabitaculaire; *Ch*, cheminées verticales ; *D*, départ des galeries de circulation ; *Mu*, muraille épigée ; *G*, larges galeries dans la muraille épigée.

tourelles coïncide, à peu près exactement, avec les cheminées, dont elles sont en quelque sorte le chapeau extérieur. Les parois des cheminées sont lisses et bien entretenues ; elles ne sont cependant pas revêtues d'un enduit argileux.

De nombreuses galeries partent des diverses cavités que nous venons de décrire ; quelques-unes plongent dans la profondeur ; la plupart se dirigent vers l'extérieur et forment un inextricable réseau routier souterrain

aux alentours du nid qui en occupe le centre. Les plus grandes, larges à l'origine de 2 à 3 centimètres (quelquefois plus), partent d'un niveau assez profond ($0^m,55$ en moyenne) et vont en diminuant de calibre, sans tomber au-dessous du centimètre ; à leur point de départ elles sont tapissées d'une mince couche d'argile.

Sous l'habitacle, la terre est percée de galeries nombreuses et larges et, par endroits, prend un aspect caverneux, car les galeries s'élargissent pour former des chambres, séparées par des cloisons peu épaisses (fig. 16, Pl. VIII). Entre les cheminées périphériques et l'habitacle, des couloirs plus ou moins larges, plus ou moins nombreux, courent sans ordre défini.

Dans la terre qui forme le dôme de la termitière, s'étendent des vides irréguliers (*G*, fig. 14 et 15), si grands et si nombreux que la muraille extérieure sur de larges surfaces n'a pas plus de $1^{cm},5$ à $2^{cm},5$ d'épaisseur ! La figure 15, qui représente le nid privé de son habitacle, donne une bonne idée de ce système cavitaire.

En volume, la terre déplacée pour aménager la chambre centrale où trône l'habitacle, les cheminées verticales et le réseau routier, dépasse, et de beaucoup, les matériaux utilisés pour la construction épigée. Il a donc fallu que les ouvriers emportent les déblais hors du nid. Or, jusqu'ici, je n'en ai trouvé nulle trace.

Comment le nid de souterrain devient-il épigé ? La trouvaille de nids intermédiaires entre les deux états nous le fera comprendre.

Soit, par exemple, une termitière à peine plus grande que celle que nous venons de décrire, mais avec une indication plus nette des tourelles (fig. 15, Pl. VII). La partie épigée se compose de cinq tourelles, peu saillantes, disposées autour d'un dôme central haut de $0^m,15$; la largeur totale de cette partie est de $0^m,70$, sa longueur de $0^m,90$. L'une des tourelles et une zone périphérique sont de construction toute récente (l'observation a été faite en décembre à Danané). L'habitacle est entièrement sous terre ; les ouvertures qui font communiquer la cavité qui l'entoure avec les cheminées verticales sont très larges (fig. 17, Pl. VIII). Les cheminées vers le haut s'étendent beaucoup dans le sens radial et sont assez étroites ; elles se terminent soit exactement sous les tourelles, soit un peu en dehors ; leur nombre dépasse de deux unités celui des tourelles. On peut admettre que le décalage sera supprimé plus tard par l'adjonction de nouveaux clochetons.

A ce stade, le dôme qui recouvre l'habitacle n'est qu'en partie maçonné (tourelles et coupole centrale). Au fur et à mesure que le nid s'agrandit et s'érige au-dessus du sol, les cheminées s'élèvent. On peut les comprendre comme le moule interne des tourelles. Cela n'est cependant pas entièrement exact, car elles marquent bien plus l'emplacement des tourelles qu'elles ne jouent un rôle direct dans leur construction. C'est au-dessus de la cheminée que les ouvriers bâtissent tout d'abord l'ébauche alvéolaire, exactement de la dimension de la tourelle projetée et, par la suite, comblent de terre les alvéoles pour en faire un ouvrage massif, où serpentent seulement quelques galeries (Cf. Grassé, 1937).

Dans les nids hauts de $0^m,60$ à $0^m,75$, la disposition intérieure a encore peu changé. L'habitacle reste enveloppé de sa lame d'argile et repose sur de petits piliers *tous* en continuité avec le sol sous-jacent. L'espace qui règne entre la voûte et lui demeure libre de toute travée ou stalactite argileuse ; dans quelques cas, à son sommet, l'habitacle se creuse d'une cavité centrale en entonnoir, laquelle persiste dans les plus grands nids du type I.

L'habitacle de ces petites termitières de $0^m,60$ à $0^m,75$ atteint des dimensions relativement considérables ; sa construction, son développement ne marchent pas absolument de pair avec ceux de la muraille extérieure. Il ne faut pas manquer, d'ailleurs, de remarquer que ce manque de synchronisme tient au fait qu'à ce stade l'habitacle est encore en majeure partie souterrain.

Plus l'édifice s'élève, plus les cavités internes perdent de leur importance. Dans les termitières hautes de $1^m,50$ à 2 mètres. il ne reste plus trace des cheminées verticales. Les tourelles auxquelles elles ont donné naissance et qui peuvent disparaître sont massives et parcourues elles-mêmes par quelques galeries. L'habitacle est alors solidement fixé à la muraille de la termitière par des lames, rubans et solives d'argile qui, dans certains nids, sont si nombreux que l'espace péri-habitaculaire en devient virtuel. La feuille d'argile qui enveloppait l'habitacle du jeune nid tend à se réduire, voire à disparaître. Toutefois, une fouille précautionneuse montre qu'elle persiste toujours sur d'assez larges surfaces, surtout vers la base.

Le nid a alors la disposition intérieure que j'ai schématisée dans la figure 27 de mon mémoire de 1937. Le socle de l'habitacle est épais, plan-horizontal, et les puissants piliers sur lesquels il repose sont coniques, mais ont cessé d'être en continuité avec le sol de la cave ; il convient de noter que le socle de la termitière est encore situé au-dessous du sol.

Si la plupart des termitières du type I que j'ai ouvertes étaient construites selon le plan décrit ci-dessus, il en est qui, selon moi, plus âgées, plus évoluées, présentent une architecture différente.

Voici, à titre d'exemple, la description de deux de ces termitières, toutes les deux de très grande taille, non remaniées et pourvues d'un couple royal (imaginal) en parfaite santé.

La première fut trouvée à 15 kilomètres au nord d'Odienné (Côte d'Ivoire), dans une savane boisée ; elle appartenait incontestablement au type I. Haute de $2^m,80$ et large de $4^m,50$, elle portait sur le flanc une unique protubérance à surface grenue de $0^m,60$ de diamètre, ébauche légère d'une grande tourelle. Un arbre (1) était profondément engagé dans la muraille qui, à sa base, atteignait tout près d'un mètre d'épaisseur ! C'est assez dire sa puissance. L'habitacle était tout entier épigé, et la cellule royale se

(1) Racines et radicelles étaient respectées par les habitants du nid ; il semble que jamais les Macrotermitinés n'attaquent les plantes qui poussent dans leur demeure. Cette règle ne s'applique pas aux Mésotermites, aux *Amitermes*, etc., qui rongent les végétaux vivants ou morts traversant la termitière.

tenait à un mètre au-dessus du sol, plus haut que ne le laisserait croire notre figure 16. Les piliers coniques très larges et arrondis à leur sommet ne prenaient *aucun* point d'appui sur le sol et pendaient librement de la face inférieure du socle, qui n'avait pas la planitude habituelle, mais montrait maintes irrégularités. Deux racines de l'arbre traversaient la cave de

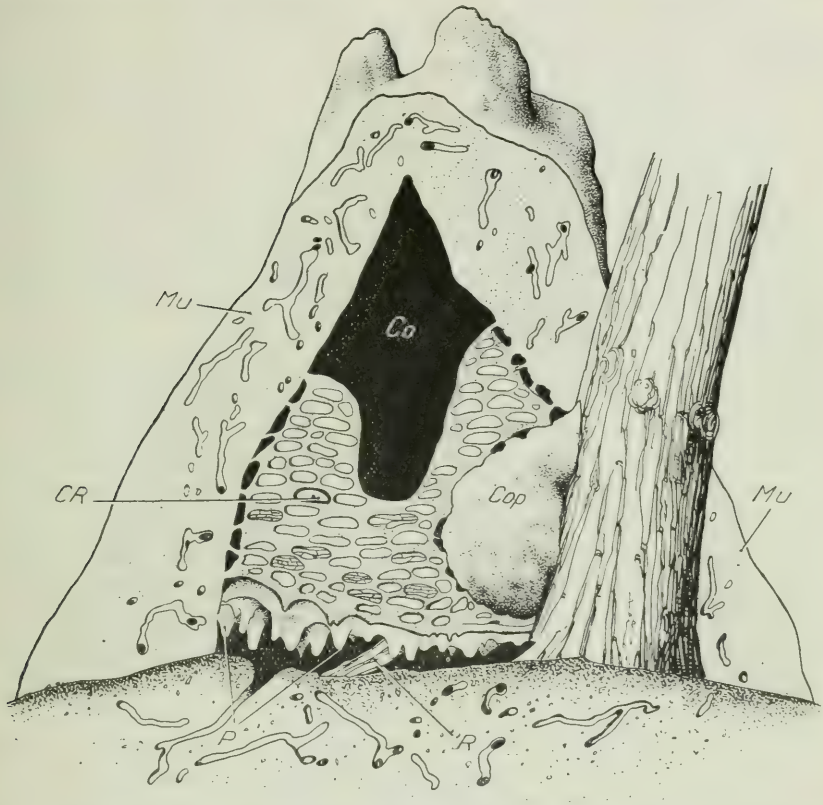


Fig. 16. — Coupe d'un grand nid de Termite du Natal, appartenant au type I, montrant un socle dont les piliers n'entrent plus en contact avec le sol. Le tronc inclus dans la termitière porte sur le côté une belle termitière, *Cop*, de *Coptotermes sjöstedti* ; l'habitacle s'applique tout autour d'elle. Les deux colonies étaient tout à fait distinctes et paraissaient s'ignorer totalement. — *Co*, cavité surmontant l'habitacle ; *Cop*, nid du *Coptotermes* ; *Cr*, cellule royale ; *P*, piliers ; *R*, racine. (Odienné, Côte d'Ivoire. Hauteur réelle : $2^{m},80$.)

l'édifice, mais le socle ne reposait pas sur elles. L'habitacle était donc suspendu, tenu en place exclusivement par les lames, solives et rubans d'argile qui le fixent à la muraille. Certains des piliers étaient reliés au sol par une délicate bandelette d'argile, modelée après coup et collée à eux, bandelette servant, semble-t-il, de passerelle allant directement du socle au plancher de la cave (fig. 18 et 19, Pl. IX).

La deuxième termitière prise comme exemple s'élevait dans une savane boisée non loin de la route de Boundiali à Odienné, à 7 kilomètres de cette

dernière localité. Elle avait l'aspect d'un énorme mamelon, en dôme régulier, et sensiblement les mêmes dimensions que la termitière dont nous venons de parler. Du bas de la muraille, de larges galeries, à direction générale verticale, montaient à une grande hauteur ; il en partait des galeries plus étroites se dirigeant un peu en tous sens et surtout vers la périphérie. Je ne crois pas me tromper en voyant, dans ces galeries verticales, la trace des cheminées souterraines, qui ainsi persisteraient parfois dans l'épaisseur de la muraille.

L'habitacle, plus encore que dans l'autre termitière, surplombait de haut le sol de la cave, suspendu qu'il était à la muraille par une infinité de lamelles et travées. Sa forme frappait par son irrégularité. Plus de socle plan reposant sur une colonnade ; mais une face inférieure tourmentée ressemblant à la voûte d'une grotte d'où pendent de longues stalactites (fig. 20, Pl. X). Pour la plupart, les piliers s'effilaient en pointe, mais d'autres avaient l'aspect de socs aplatis à bec recourbé (fig. 21, Pl. X). Les bases de presque tous étaient creuses, contrairement à ce qui existe dans les termitières moins âgées.

Deux rubans d'argile verticaux (fig. 21, Pl. X) reliaient directement l'habitacle au sol. L'espace périhabitaculaire était pratiquement oblitéré par les travées de suspension ; mais un vide important s'étendait entre la coupole de la muraille et le dessus de l'habitacle ; vide qui atteste que cette termitière appartient bien au type I, quoique son pic central ne soit pas flanqué de clochetons accessoires. Autre particularité, à la périphérie du plancher de la cave s'ouvraient sept entonnoirs disposés suivant un cercle (en bas et à gauche, fig. 21, Pl. X). Très profonds, à sommet tourné vers l'extérieur, ils étaient le point de départ d'innombrables galeries se dirigeant en tous sens (périécie).

Voici, selon nous, les étapes successives par lesquelles passe la demeure des Termites du Natal.

Dans le nid hypogé, l'habitacle, qu'enveloppe une paroi d'argile, est séparé de la terre qui l'environne par un espace à peu près ininterrompu et repose sur des piliers coniques alors *en continuité avec le sol*. Au fur et à mesure que l'édifice s'élève hors de terre, le système des cavités est réduit par voie de comblement. Tout se passe comme si la surrection de la muraille commandait la transformation du nid : la poussée du dôme entraîne la montée de l'habitacle, en quelque sorte *tiré* vers le haut.

Dans la plupart des termitières épigées, le socle de l'habitacle ne dépasse que de peu le niveau du sol, et ses piliers, bien que n'étant plus en continuité avec la terre sous-jacente, n'en continuent pas moins à s'appuyer sur elle et à jouer un rôle de soutien. Cet état ne représente pas le stade ultime du nid. Si la muraille continue à s'élever, l'habitacle la suit dans son ascension et se trouve alors très au-dessus du sol. Les piliers perdent tout contact direct avec la terre et n'ont plus d'utilité, en tant que support. Ils n'en sont pas moins conservés mais changent de forme ; ils s'effilent ou s'aplatissent. Leur poids considérable charge, sans utilité, l'habitacle suspendu à la face interne de la muraille par une infinité de travées argileuses.

Les ouvriers sont capables de modifier les aîtres de leur demeure, tandis qu'ils l'agrandissent ; mais ils persistent à construire des parties inutiles, voire dangereuses, pour la solidité de l'édifice. Leur aveuglement contraste avec leur pouvoir d'adaptation aux circonstances mis en valeur à l'occasion de la réparation ou de la reconstruction du nid (Grassé, 1940).

Pour se faire une idée exacte de la marche que suit la construction d'une grande termitière de *Bellicositermes*, il faut savoir que toutes les parties de l'édifice subissent des démolitions, des remaniements au cours de l'agrandissement, qui ne consiste point en la simple juxtaposition d'éléments nouveaux à un noyau préexistant. *La termitière s'accroît à la manière d'un organisme vivant par des transformations qui intéressent le tout et ne modifient que graduellement le plan général.*

Les agrandissements de la muraille, l'addition de tourelles se font d'une manière brusque et sont faciles à voir (Grassé, 1937), car ils sont toujours importants : une bosse surgit aux flancs d'un dôme ; plus tard, une tourelle pointe non loin du sommet ; encore plus tard, une autre s'adjoint à elle.

J'ai pu assister à l'agrandissement de deux petites termitières hautes respectivement de $0^m,60$ et de $0^m,75$. La partie épigée se composait d'un cône central avec trois minimes tourelles ; en quelques jours, le nombre des tourelles passa à cinq ; l'une d'elles, haute de $0^m,35$ et large de $0^m,15$, fut construite (ébauche légère) en une seule nuit. Le comblement des alvéoles de l'ébauche se fit quelques jours plus tard.

La construction des parties aériennes de l'édifice se fait donc par poussées successives que séparent de longues périodes d'arrêt.

Je ne suis point sûr qu'il en soit de même pour les parties intérieures. Il est en effet très difficile de repérer les étapes successives de l'oblitération des cheminées verticales, de la montée de l'habitacle. Les changements sont pourtant considérables : *ainsi, une cellule royale qui, à l'origine du nid, gît sous plus d'un demi-mètre de terre, au stade de maturité surplombera de plus d'un mètre le niveau du sol !*

Agrandissement et montée résultent, sans doute, de retouches infimes mais innombrables. Comment pourrait se faire l'ascension de la reine obèse et impotente ? Les ouvriers seraient bien dans l'incapacité de la hisser à l'intérieur de l'habitacle. La cellule royale et ses habitants se déplacent insensiblement grâce à de légères et peut-être constantes modifications. Je n'ai jamais, dans les conditions normales, relevé sur la loge royale la marque d'un travail récent important.

Ni la grande sécheresse, ni la saison des pluies ne conviennent à la construction du nid. En revanche, les périodes humides sans fortes précipitations atmosphériques lui sont très favorables. En décembre, dans la grande forêt de la Côte d'Ivoire, elle bat son plein. Les ouvriers trouvent alors les aliments aqueux qui leur permettent de saliver en abondance, et les averses n'emportent pas les ébauches légères qui précèdent toute bâtisse définitive (1).

(1) Escherich (1911) a assisté, aux Indes, à la sortie de terre des nids des *Odontotermes redemanni* et *obscuriceps*. Il a bien observé les étapes par lesquelles passe la construction et a vu,

Cl. Fuller (1915) a donné de la construction du nid par *Bellicositermes natalensis* des interprétations que nous estimons erronées. En dépit de nombreuses recherches, n'ayant pu trouver de monticules au-dessous d'une certaine taille, il en conclut qu'un monticule d'une certaine importance est construit soudainement lorsque la société a acquis un développement correspondant à un nombre donné d'individus. Sur ce point, nous sommes en principe d'accord avec lui ; nous ne le sommes plus lorsqu'il prétend que les matériaux du monticule sont simplement des déblais, provenant de l'agrandissement des cavités du nid. Nous avons établi qu'il n'en était rien. Fuller faisait d'ailleurs une supposition toute gratuite n'ayant pas étudié l'architecture intérieure des jeunes nids. Il n'a pas vu davantage l'ascension de la cellule royale et s'imagine que le nid s'accroît par juxtaposition d'annexes autour et au-dessus d'elle.

Fuller a aussi commis l'erreur, si répandue, de prendre les galeries courant dans la muraille pour des tuyaux d'aération. Or, nous avons la certitude que la muraille de toutes les termitières est toujours hermétiquement fermée, ses cavités ne communiquent jamais directement avec l'extérieur (Voir aussi p. 145).

11. *Bellicositermes bellicosus* (Smeath.).

Je n'apporte que peu de données nouvelles sur l'éthologie de cette grande espèce. Pourtant, j'ai observé, aux environs de Niamey (Niger), certains de ses nids qui présentaient de curieuses particularités.

Les termitières en question se trouvaient au bord même d'une dérivation vive du Niger. Extérieurement, elles apparaissaient comme des tas de boue sèche et grise, aplatis et étalés. La plus grande mesurait $1^{m},70$ de longueur, $1^{m},27$ de largeur maximum et quelques centimètres d'épaisseur, tout au plus une vingtaine. D'innombrables boulettes de terre recouvraient la surface de ces énormes placards de boue et leur donnaient un aspect grenu, caractéristique.

Attaquées à la pioche, par le dessus, ces termitières montrèrent l'architecture que voici. Le placard boueux formait le toit ou coupole du nid ; il correspondait à la muraille des grands nids épigés ; son épaisseur était en moyenne de 9 centimètres ; d'assez nombreuses galeries sinueuses le parcouraient, certaines étaient très près de la surface. Sauf en une région limitée, aucun espace libre ne séparait la muraille de l'habitacle : on passait insensiblement de l'un à l'autre par un système de loges irrégulières à parois épaisses. Les meules à champignons étaient groupées, dans les chambres, au centre du nid. La cellule royale occupait une position assez profonde et très excentrique (fig. 17).

point intéressant, que les ouvriers qui, après les pluies, n'hésitent pas à travailler à la lumière, édifient ou des cônes ou des cheminées dont, par la suite, dans le nid âgé, il ne resterait que l'ouverture. Toutefois, il ne fournit aucun renseignement sur les rapports entre les parties hypogée et épigée, ni sur les transformations des aîtres de la termitière au cours de son développement.

La base de l'habitacle ne formait pas un socle et n'était supportée par aucun pilier ; elle se trouvait au contact même de la terre ; des cavernes creusées dans l'argile se continuaient avec les loges maçonnées.

La muraille, faite d'argile mélangée à de la terre, était d'une matière si compacte qu'il était impossible de distinguer les boulettes qui avait servi à sa construction. Cette homogénéité contrastait avec la surface très fortement grenue.

Pour les cloisons de l'habitacle, les ouvriers avaient employé l'argile grise ou noirâtre qui se trouvait sur place à moins d'un demi-mètre de profondeur. Leur travail, grossier et massif, n'avait pas la délicatesse de

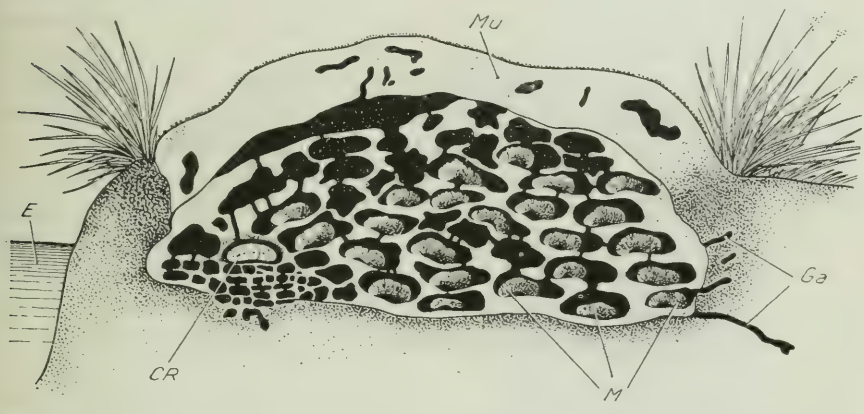


Fig. 17. — Coupe transversale d'une termitière de *Bellicositermes bellicosus* bâtie sur la berge d'une petite dérivation du Niger (Niamey). — *Cr*, cellule royale ; *E*, eau ; *Ga*, galerie de départ de la périécie ; *M*, meule ; *Mu*, muraille. (Hauteur totale : 0m,60.)

celui des Termites du Natal ; les logettes et les chambres étaient de forme et de taille variables à l'extrême. La glaise était assez humide pour être modelée entre les doigts.

Outre l'absence de parties caractéristiques, j'ai noté le *manque complet de sciure de bois.*

On se trouve donc en présence d'une construction très primitive : un habitacle en continuité avec la terre qui l'environne et une muraille qui le recouvre et forme un toit surbaissé.

Il ne faut probablement pas attribuer cette simplification à quelque particularité éthologique raciale des constructeurs ; elle tient plutôt aux conditions de milieu dans lesquelles les Insectes se trouvaient.

La fouille d'une termitière située en partie sur la berge du canal nous montre, avec une grande netteté, que la construction d'une cave était extrêmement difficile, car les chambres inférieures de la termitière se trouvaient au-dessous du niveau du canal, creusées dans une argile où l'eau venait sous les coups de pioche. En revanche, il reste à expliquer l'étalement de la termitière au lieu de sa surrection et le manque absolu de sciure de bois.

Ces termitières, situées au voisinage du Niger, offraient toutes le même plan et les mêmes particularités. Leurs habitants, soigneusement étudiés au laboratoire, nous ont paru identiques aux *Bellicositermes bellicosus* typiques récoltés en savane.

II. — Agrandissement, réparation et reconstruction du nid.

Les dimensions du nid sont, dans les conditions normales, proportionnées au nombre de ses habitants. Ce qui revient à dire qu'elles dépendent de la fécondité de la reine dont les ovaires s'accroissent avec l'âge, par la poussée continue de nouvelles gaines ovigères (Voir deuxième partie) : une vieille femelle pond beaucoup plus qu'une jeune. On pourrait déduire de ces faits que la croissance de la termitière, en tant que construction, est également continue. Ce que nous avons déjà dit montre qu'il n'en va pas de la sorte. Les ouvriers bâtissent, au moins au-dessus de la surface du sol, seulement par à-coups, après avoir laissé leur demeure dans le même état pendant de longues périodes. La grande sécheresse, les fortes pluies sont, à des titres divers, les principaux obstacles à l'extension de la termitière ; nous nous sommes déjà expliqué à leur sujet et avons décrit avec assez de détails (Grassé, 1937, p. 45 à 47) la construction des nouvelles parties du nid pour ne pas avoir à y revenir.

Il est difficile d'apprécier l'âge d'une termitière en l'absence de documents sûrs. Des colons affirment avoir suivi pendant dix à quinze ans la poussée d'un dôme de *Bellicositermes* ; en vérité, la durée d'un nid de ces grands Termites doit être plus longue encore. Emerson (1938) l'évalue, non sans vraisemblance, à quarante ou cinquante ans, ce qui assure au couple royal le record de la longévité parmi les Insectes. Lorsqu'un nid de *Bellicositermes* pointe à la surface du sol, il est déjà vieux de plusieurs années.

La durée de la termitière dépend directement du couple royal. Sans doute, les fondateurs imaginaux peuvent-ils être remplacés par une ou plusieurs paires de sexués néoténiques et, de ce fait, la société devenir potentiellement immortelle. Les *Reticulitermes* pratiquent couramment cette substitution et même les essaimants de quelques races géographiques (*Reticulitermes lucifugus* d'Italie) ayant perdu la faculté de fonder une nouvelle colonie, la multiplication des sociétés se fait exclusivement par bouturage, et les reproducteurs sont tous néoténiques.

Si les sexués de ce type sont assez communs chez maints Métatermites tels que *Microcerotermes*, *Cubitermes*, *Nasutitermes*..., ils semblent exceptionnels chez les Macrotermitinés, où, à ma connaissance, personne ne les a observés dans les conditions naturelles.

Toutefois, Haviland (1897) rapporte qu'après avoir privé de leur couple royal cinq nids de *Macrotermes gilvus* var. *malayanus*, il a trouvé dans trois d'entre eux un couple de substitution (nymphes à fourreaux alaires).

Les deux autres nids ne montraient plus trace de cellule royale : le roi et la reine n'avaient pas été remplacés.

J'ai exploré de fond en comble, à Kouibli (Côte d'Ivoire), une grande termitière de *Bellicositermes natalensis* dont les indigènes avaient retiré, depuis plusieurs semaines (1), la cellule royale et ses occupants. Pour cela, ils avaient pratiqué une brèche profonde qui, au moment de mes recherches, était comblée. Le nid en question avait la forme d'un monticule de 1 mètre, long de 5 mètres et large de $3^m,50$ (fig. 18). La fouille commença par la zone réparée. A ce niveau, la muraille n'était pleine que sur une épaisseur d'une dizaine de centimètres et *se continuait insensiblement avec un habitacle* de structure assez massive. Les alvéoles étaient petits et faits d'une glaise très molle ; quelques cloisons étaient construites avec un mélange d'argile et de bouse de zébu, comme si les ouvriers, dans leur hâte de rebâtir, avaient utilisé tous les matériaux se trouvant à leur portée. Plus dans la profondeur, l'habitacle affectait une structure normale (dimensions totales : hauteur, $0^m,82$; plus grand diamètre, $0^m,70$). En dehors de la zone reconstruite, la muraille était beaucoup plus épaisse ($0^m,40$) et creusée seulement de quelques galeries et cavernes. L'espace périhabitaculaire était fort réduit et traversé par des travées d'argile. La cave était très basse (3 à 5 cm.) ; les piliers, petits et à pointe cylindrique, se continuaient *tous* avec le sol ; ils étaient d'ailleurs en cours de construction (fig. 19) et couverts de boulettes d'argile placées côte à côte.

L'habitacle, mis en miettes avec le plus grand soin, *ne contenait ni cellule royale, ni sexués de remplacement, ni œufs.* En revanche, des larves encore jeunes abondaient sur les meules à cham-

Fig. 18. — Termitière de *B. natalensis* réparée et transformée après effraction de la muraille et rapt du couple royal. (Kouibli, Côte d'Ivoire. Hauteur réelle : 1 mètre.) — *Mu*, muraille ; *P*, piliers ; *Zr*, zone réparée.

(1) Les indigènes que j'ai interrogés pour savoir depuis quand ils avaient éventré la termitière ne m'ont donné que des réponses très vagues.

pignons. Quant aux grands soldats, ils étaient fort peu nombreux ; sans doute avaient-ils été décimés lors de l'effraction de la termitière.

L'histoire de ce nid est probablement la suivante. Après la destruction partielle de l'habitacle et le rapt des sexués, les ouvriers ne se seraient pas bornés à fermer la brèche, mais auraient remanié l'habitacle en entier, — comme en témoignait la reconstruction des piliers encore en continuité avec le sol de la cave — sans toutefois doter leur société d'un nouveau couple royal. Peut-être ne disposaient-ils pas alors de larves sexuées suffisamment âgées pour être transformées en néoténiques fonctionnels. En effet, ceci dit en passant, *la production des imagos ailés par les Termites du Natal s'effectue selon un rythme régulier et, à certaines époques, on ne trouve dans la termitière aucune nymphe à fourreaux alaires.* Il en était ainsi dans le nid spolié de Kouibli.

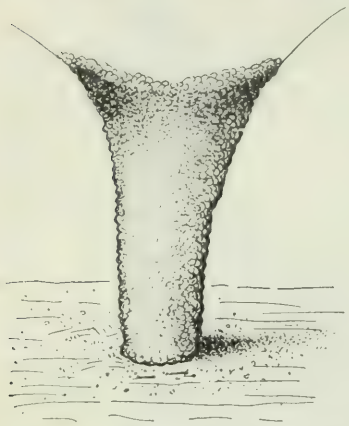


Fig. 19. — Pilier d'habitacle en cours de construction prélevé dans la termitière représentée par la figure 18. Noter sa forme cylindrique et sa surface recouverte de boulettes de terre et non encore lissée. (Grandeur naturelle : 3cm,5.)

En outre, il faut se rendre compte qu'une population riche de centaines de mille, voire de millions d'individus, ne peut être maintenue à son niveau par un ou plusieurs couples de minuscules néoténiques, à fécondité limitée. Une vieille reine à ovaires hypertrophiées est seule capable d'assurer cette tâche écrasante. Sans elle, la société s'éteindrait plus ou moins vite ou péricliterait rapidement. *Les grands nids sont probablement tout à fait dépendants de leur reine.*

Le cas précédent, s'il ne permet pas de trancher le problème du sauvetage des sociétés par les couples de substitution, prouve, fait important, que la réparation et la réorganisation de la termitière s'opèrent en présence ou en l'absence du roi et de la reine.

D'autres observations viennent à l'appui de cette assertion. Ainsi, le 20 décembre 1938, près de Kouibli (Côte d'Ivoire), en pleine forêt, je fais ouvrir une termitière de *Bellicositermes natalensis* haute de 3m,80 et, après une fouille qui bouleverse l'habitacle, je prélève l'énorme cellule royale. Le 23 décembre, la brèche est comblée, mais l'édifice est loin d'être rétabli dans son intégrité. La muraille reconstruite a une structure alvéolaire *comme toute bâtisse nouvelle* ; les Termites recourent toujours à la même technique, qu'ils agrandissent ou réparent leur demeure. La terre utilisée est riche en argile et très humide ; la moindre pluie la délaierait rapidement.

Ouverte à nouveau, la termitière ne montre plus trace de l'effraction qu'elle a subie. Les débris provenant de la démolition de l'habitacle ont disparu ; les meules présentes sont en parfait état ; celles qui avaient été brisées ont été enlevées. La maison a été remise en ordre, malgré l'absence du roi et de la reine. Rien ne se voit rappelant une cellule royale.

Autre exemple de réparation. Une petite termitière de *Bellicositermes natalensis* est ouverte pour le prélèvement du couple royal et la récolte de termitophiles. Vingt-quatre heures plus tard, la large brèche qui ouvrait son flanc est complètement obturée par une construction argileuse de structure alvéolaire. A 7 h. 30 (1), peu avant la fermeture complète, les ouvriers travaillaient à l'extérieur avec beaucoup d'activité. Ils pénétrèrent dans le nid quand il ne resta plus qu'une toute petite ouverture, laquelle fut oblitérée par des ouvriers opérant de l'intérieur et déposant leurs boudins d'argile sur les bords de l'orifice.

Le surlendemain, la même termitière fut entièrement vidée de son contenu ; seul un pan de muraille fut laissé debout. Les ouvriers dispersés hors du nid se rassemblèrent et, parmi les déblais de leur demeure, construisirent un monticule alvéolaire, dépourvu de meules à champignons. Ils avaient conservé avec eux plusieurs Coléoptères termitophiles du genre *Termitobia*. Les ouvriers, qui s'étaient enfuis dans les galeries creusées sous la termitière, remontèrent en surface, et leur premier travail fut de fermer avec grand soin toutes les ouvertures donnant à l'extérieur. L'ouvrage fut si bien fait que ce qui avait été la cave du nid apparaissait comme une surface à peu près unie.

De ces faits ressort que ni la réparation, ni la reconstruction du nid ne dépendent de la présence du couple royal. Toutefois, celui-ci a une influence sur le comportement et l'activité des ouvriers et des soldats ; je me suis attaché à la mettre en lumière dans un mémoire entièrement consacré au problème de la reconstruction du nid (Grassé, 1939).

Lorsqu'une termitière de *Bellicositermes* subit une effraction de quelque importance, les grands soldats accourent au point attaqué ; les ouvriers avec les petits soldats s'enfuient dans la profondeur et s'entassent dans les galeries qui partent de la base du nid. Les larves sont emportées en grand nombre par les ouvriers, mais il en reste toujours beaucoup dans l'habitacle. Les ouvertures de la cellule royale sont soigneusement obturées par les ouvriers restés à son intérieur.

Dès que les coups portés à l'édifice cessent, les ouvriers accourent en foule sur la brèche et se mettent sans délai au travail. Ils dressent par des moyens de fortune une barrière entre eux et le milieu extérieur. Galeries, alvéoles... mis au jour sont oblitérés. J'ai suivi sous la loupe les manœuvres des ouvriers. Chacun d'eux porte, dans la bouche et probablement en partie engagé dans l'œsophage, un boudin de terre imbibée de liquide ; il l'applique en un point de la cloison en construction, appuie fortement de la tête qu'il agite de droite à gauche, et *vice versa*. Les boudins ou boulettes ainsi régurgités sont placés les uns sur les autres ou côte à côte. Certains ouvriers portent entre les mandibules de petits blocs de terre, des fragments de bois prélevés sur les tas de sciure, de gros grains de sable ; mais ils ont toujours dans le fond de la cavité buccale et dans l'œsophage une goutte de mortier liquide. Ils appliquent le bloc ou le grain sur le

(1) Heure solaire.

mur en voie d'érection, l'enfoncent dans la masse pâteuse en pressant dessus avec la tête, qui s'agite comme précédemment, puis ils régurgitent lentement un boudin de mortier.

Dans le cas d'une réparation, les ouvriers ne prennent pas le temps de chercher hors du nid les matériaux de leur choix ; ils se contentent de ceux qu'ils trouvent sur place et en font une bouillie en les malaxant avec de la salive.

La rapidité avec laquelle travaillent les ouvriers est grande ; ainsi, un « diaphragme » obturant une galerie circulaire de $1^{cm},5$ de diamètre est construit en quinze minutes et parfois moins.

Les soldats accompagnent ou non les ouvriers dans leur tâche ; nous donnons plus loin quelques détails sur leur comportement.

III. — Les « activités vides » des ouvriers.

L'activité constructrice des ouvriers de Termites ne se borne point à bâtir un nid, à l'entretenir, à l'agrandir, à le réparer. En élevant des *Bellicositermes natalensis*, j'ai pu m'en convaincre et l'ai déjà fait savoir (1939).

Enfermés, avec leur couple royal, dans de grandes boîtes de Petri (21 cm. de diamètre sur 3 cm. de haut), les ouvriers construisent d'abord une cellule appropriée à la taille de la reine, puis des cellules irrégulières, et calfatent avec grand soin la fente qui s'étend entre la boîte et son couvercle. *Mais leur œuvre n'est jamais achevée ;* ils lui apportent d'incessantes modifications, dont nous n'avons compris ni le sens ni l'utilité.

Telle cloison élevée hier est abattue aujourd'hui, puis demain sera remplacée par des murettes qui délimiteront un nouvel alvéole. Une cellule est supprimée ici, ajoutée ailleurs... Cette activité inlassable ne s'exerce pas que sur les aîtres du logis, mais encore sur le couvain et les œufs qui sont soumis à des transports répétés, souvent plusieurs fois dans la même journée.

Il serait naturel d'attribuer cette vaine agitation à l'inquiétude dans laquelle les conditions expérimentales plongent les habitants. Cette opinion a pourtant toute chance d'être erronée. Au trouble qui accompagne l'installation de la société dans une nouvelle résidence succède un calme comparable à celui qui règne dans la termitière originelle. L'activité inutile des ouvriers ne paraît pas avoir l'émotion pour unique cause.

En effet, mis en éveil par mes observations faites sur les nids artificiels, j'ai recherché dans les habitacles naturels les preuves de cette activité. Je crois bien les y avoir trouvées. En effet, j'y ai souvent relevé *les traces de travaux récents ou inachevés ne se rapportant ni à des agrandissements, ni à la destruction de meules altérées, ni à la réparation de parties dégradées mais consistant à changer ce qui existait déjà.* A titre d'exemples, je citerai la suppression de cloisons et leur reconstruction sous une forme à peu près

identique, l'érection de pointes en terre au-dessus de l'habitacle, le déplacement des tas de sciure, etc., etc.

Sans doute se trouvera-t-il des biologistes pour trouver une utilité à ces actes. Quant à nous, moins heureux, nous ne sommes pas parvenus à la découvrir. Si, à la rigueur, on peut admettre que le transport a sur les œufs des conséquences favorables à leur développement (le léchage semble contribuer à les maintenir en bon état), il nous est impossible d'attribuer une valeur sociale utilitaire à la démolition de parties suivie de leur reconstruction sous la même forme !

Par leur vaine activité, les ouvriers ne détruisent pas l'ordonnance générale de la termitière, mais lui font subir de continuelles retouches. De ce fait, jamais la construction n'atteint un état définitif et stable, elle est en perpétuelle évolution ; pour la termitière, ne pas changer est vraiment synonyme de mort.

Un aspect nouveau et insoupçonné du comportement des Termites supérieurs est ainsi mis en lumière. Nous l'appellerons désormais activité à vide ou plus simplement *activité vide*, paraphrasant l'expression de *Leerlaufreaktion* créée par Lorenz (1935) pour désigner certaines activités comme celle du Chien qui, bien qu'abondamment nourri, n'en continue pas moins à effectuer des évolutions de chasse et de quête.

Le Termite lucifuge de l'Europe occidentale et méridionale, comme bien d'autres espèces, manifeste un certain comportement qui se réfère aux activités vides, quoique différant du cas considéré précédemment. Ce Termite exécute hors de son nid, fait d'un dédale de couloirs, galeries et chambres creusés dans le bois de préférence ouvré, diverses constructions ; les unes, que nous appelons *galeries-tunnels*, sont faites de bois mâché et permettent aux Insectes de passer d'un point à un autre de leur nid sans s'exposer à la lumière et à l'air libre ; elles ont le diamètre d'un crayon et serpentent parfois sur de grandes longueurs, plusieurs mètres ; d'autres sont des tubes érigés ou pendants qui se greffent sur le réseau des galeries-tunnels ou saillent directement d'une poutre. Ils se composent des mêmes matériaux que les galeries-tunnels.

La recherche de la nourriture ou de meilleures conditions d'habitat explique, dans bien des cas, ces constructions accessoires. C'est grâce à elles que la termitière s'étend de proche en proche et arrive, par exemple, à envahir toute la charpente d'une maison. Toutefois, souvent on leur chercherait en vain une utilité individuelle ou sociale. Les ouvriers passent d'une poutre à peine exploitée à une autre du même bois, qui n'est pas plus avantageuse. Beaucoup de galeries-tunnels et de tubes se terminent en culs-de-sac et ne conduisent à aucune nouvelle pièce de bois. Parfois, les tubes dressés forment de véritables buissons qui n'ont apparemment aucun rôle dans la vie de la termitière.

Il existe donc dans le comportement des ouvriers de Termites des activités vaines ou vides que nous répartirons en deux catégories : 1° celles qui consistent à démolir un travail achevé et à le reconstruire sans rien

y changer d'essentiel ; 2° celles qui consistent à poursuivre indéfiniment et sans raison la même tâche.

Dans les deux, l'œuvre entreprise n'a pas d'utilité ; mais, dans la première, le comportement se complique du fait de la démolition préalable.

La signification de ces activités vides est difficile à déceler, et leur déterminisme apparaît indéchiffrable.

Il importe d'abord de s'assurer qu'elles ne sont pas la réponse des Termites ouvriers à un stimulus externe ou à une situation stimulante. Les variations de température ou d'humidité, pas plus que la recherche de la nourriture, ne sont en cause dans les cas que nous avons retenus. Bien que la termitière soit placée dans des conditions normales, qu'elle dispose de grosses quantités de bois, que son atmosphère intérieure soit humide, les ouvriers du Termite lucifuge n'en effectuent pas moins leurs sorties en construisant de nouvelles galeries-tunnels et de nouveaux tubes. Lorsque les températures du nid et de l'air extérieur s'égalisent, les constructeurs vagabondent de la même manière. D'ailleurs, si les Insectes tentaient par ces travaux d'échapper à une ambiance défavorable (lumière, sécheresse, température trop élevée, air agité...), ils n'auraient nul besoin, pour y parvenir, de prolonger au loin le réseau des tubes et des galeries. Presque toujours, il leur suffirait d'obturer toutes les fentes du nid pour y créer une ambiance à leur convenance, et c'est bien ainsi qu'ils agissent lorsqu'ils sont en difficulté. Nous n'exclurons pourtant pas les facilités que les tubes ou galeries-tunnels donnent aux Termites pour se soustraire à un danger ou à une grave perturbation du microclimat de la termitière. Nous avons encore en mémoire les immenses réseaux que bâtissent en toute hâte les *Microcerotermes*, dont le nid en carton stercoral a été déplacé et mis par exemple sur un sol uni et recouvert d'un carrelage ou de ciment ; les ouvriers alors explorent leur nouveau milieu toujours à l'abri de galeries-tunnels et parcourent sous leur couvert des dizaines de mètres. Les conditions très anormales dans lesquelles ils sont placés n'ont rien de comparable à celles qui règnent dans une termitière adulte et bien équilibrée.

Dans les nids artificiels des *Bellicositermes natalensis*, nous avons été incapables de découvrir le stimulus qui pousserait les ouvriers à reprendre sans cesse leur travail de Pénélope, détruisant ce qu'ils ont construit et reconstruisant ce qu'ils ont détruit.

Nous sommes habitués à voir, dans la plupart des complexes instinctifs, une succession d'actions qui, lorsqu'elles ont été effectuées une fois au cours d'un même cycle, ne se renouvellent pas. Pour préciser notre pensée, prenons un exemple. L'Ammophile femelle, après avoir été fécondée et placée dans les conditions de milieu *ad hoc*, creuse un terrier, part à la recherche d'une chenille, paralyse sa victime, la transporte dans le nid, dépose sur elle un œuf et ferme le terrier. Elle ne va point, comme nos Termites, démolir son œuvre et la recommencer. Non, elle entre dans un autre cycle, répétant dans le même ordre les actes précédemment énumérés. En fait, lorsqu'un cycle est achevé, la Guêpe en ouvre un autre, mais ne prolonge pas le premier par des activités inutiles, non directement

orientées vers une fin immédiate. Son comportement est fait de l'interférence d'impulsions internes (besoins) et de stimulations périphériques.

Le comportement des Termites a une plasticité plus grande que celui des Guêpes solitaires ; il est certainement moins stéréotypé. Les expériences que j'ai faites naguère sur la reconstruction du nid en apportent la preuve.

Il importe aussi de noter que les activités vides n'ajoutent rien d'original au comportement normal dont elles reproduisent certains éléments. Ainsi, la destruction partielle du nid est l'opération préalable à tout agrandissement de la demeure des Termites du Natal ; la construction de tunnels-galeries et de tubes a souvent, comme nous venons de le dire, son utilité, et c'est par elle que le Termite lucifuge étend normalement son domaine.

On doit donc admettre que, *dans les activités vides, un comportement normal et utile se trouve dévié* ; il est accompli sans raison apparente. A cet égard, ces activités chez les Termites sont en tous points comparables à celle des animaux pédateurs qui, quoique repus, continuent leur chasse.

Le problème est donc de savoir pour quels motifs réels une activité vide s'effectue alors que ni des stimuli particuliers, ni une situation stimulante ne la déterminent.

Pour ce qui est des Termites, nous avons déjà fait remarquer (1937) que le potentiel énergétique d'une société, placée dans des conditions normales, dépasse toujours de beaucoup ses besoins immédiats. Une réserve d'énergie reste inemployée. Nos nids artificiels de Termites du Natal ne sont pas dans ce cas ; ils réalisent, en effet, une société déséquilibrée, le nombre des ouvriers y est *beaucoup trop faible* par rapport aux besoins alimentaires de l'énorme reine (Voir Grassé, 1941). Les ouvriers y sont surmenés et ne parviennent pas à fournir à leur souveraine la quantité de nourriture (aliment stomodéal) nécessaire à son entretien et à sa ponte colossale (un œuf toutes les deux secondes). Bien que les besoins les plus impérieux du nid ne soit pas satisfaits, ils se livrent à des besognes vaines. Ce n'est donc pas pour dissiper une énergie excédentaire qu'ils agissent de la sorte.

On pourrait proposer l'explication que voici : dans la termitière comme dans la ruche, les ouvriers pris individuellement seraient attachés à des tâches particulières : les uns seraient éleveurs, les autres constructeurs, etc. Dans les nids artificiels, les ouvriers maçons, ne pouvant exercer leur activité que d'une seule manière, démoliraient et rebâtiraient afin de satisfaire à une impulsion qui, dans les conditions spéciales où ils sont placés, les fait agir sans utilité.

Les observations auxquelles je me suis livré dans la nature comme dans les élevages de laboratoire se montrent défavorables à l'hypothèse d'une spécialisation étroite des ouvriers. Tandis que j'ignore si à certains d'entre eux sont dévolus particulièrement le soin du couvain, l'entretien du roi et de la reine, etc., je suis en mesure d'affirmer que tous les ouvriers peuvent, à l'occasion, devenir maçons. En voici la preuve : la population de certains de mes nids artificiels se compose du couple royal et presque

exclusivement des ouvriers qui se trouvaient auprès d'eux dans la *cellule royale* au moment du rapt. Or, ce sont ces ouvriers qui, du dedans, ferment en toute hâte les issues de cette cellule pendant qu'on attaque le nid à la pioche (Grassé, 1937), et ce sont eux aussi qui bâtissent la nouvelle cellule. La règle générale est que tout ouvrier de Termite, serait-il d'autre part astreint à une tâche déterminée, exerce, quand les circonstances s'y prêtent, ses talents de maçon. Les ouvriers qui partent en quête de nourriture sont toujours d'excellents constructeurs. J'estime que, si une spécialisation dans les travaux existe parmi les Termites ouvriers, elle est beaucoup moins rigoureuse que chez les Abeilles et qu'un même individu, selon les nécessités, passe d'une besogne à une autre, sans suivre l'ordre chronologique auquel l'Abeille est astreinte au cours de sa vie laborieuse (Rösch, 1925, 1930).

Nous avons fort bien observé que les ouvriers démolisseurs sont ceux-là mêmes qui procèdent à la reconstruction. D'ailleurs, cela n'a rien que de très normal, attendu que, dans les conditions naturelles, les maçons qui agrandissent le nid, en démolissent d'abord une portion, puis élèvent, dans la région évidée, une ébauche plus grande qu'ils renforcent, par la suite, à l'aide de matériaux supplémentaires.

Il paraît difficile d'assimiler les activités vides à des aberrations instinctives, car elles ne se rapportent ni à des erreurs perceptives, ni à des troubles physiologiques. Sans doute, elles présentent des analogies avec les actes inutiles tels que les mouvements d'entrée dans le terrier et de sortie que répète des dizaines de fois l'Ammophile, tandis qu'elle procède à l'enfouissement de son gibier. Mais ici plane un doute : est-ce que la Guêpe n'agirait pas sous l'influence de quelque stimulus extérieur : présence d'un parasite, d'un intrus ?... Certaines Abeilles solitaires qui continuent à approvisionner des cellules privées de leurs larves se livrent à un travail inutile, mais ne se comportent pas tout à fait comme nos Termites démolisseurs, car elles demeurent dans le cadre du complexe instinctif dont elles accomplissent tous les actes, même ceux qui ont perdu toute valeur utilitaire.

Voici un autre exemple. L'Osmie cornue (*Osmia cornuta*) a l'habitude d'interposer entre la dernière cellule de son nid tubulaire et l'orifice de sortie une cloison de mortier ; il arrive non rarement qu'elle en construise trois et même quatre superposées, à quelques millimètres les unes des autres. C'est là une besogne inutile. Peut-être est-elle commandée par un stimulus extérieur tel qu'un abaissement du degré hygrométrique de l'air... Comme dans l'exemple précédent, la tâche accomplie avec un zèle excessif et, en apparence, non motivé, occupe sa place exacte parmi les actes qui se déroulent au cours de la nidification.

Nous n'insisterons pas sur l'idée que ces activités vides seraient des jeux. Ceux-ci n'entrent pas dans le cadre des actions normales (sauf peut-être dans le cas du *Raton laveur*, qui, si l'on s'en rapporte aux dires de Bierens de Haan, laverait « par plaisir » ses aliments) et contiennent d'ordinaire un élément original. Ils n'existent en toute certitude que chez les Mammifères et les Oiseaux. Bien souvent, ils ont un caractère social.

Il serait intéressant d'établir les rapports qui peuvent exister entre les activités vides et le rythme quotidien de l'activité des ouvriers de Termites. Ce dernier reste à préciser.

Il est loisible de supposer que les activités vides dépendent d'impulsions qui ont leurs sources dans les centres nerveux mêmes et font partie de cycles rythmiques dont la durée serait réglée par des facteurs internes.

IV. — La prétendue ventilation des nids. Le microclimat de la termitière.

Animés par le double désir d'expliquer la structure des termitières et de découvrir les hautes facultés inventives de leurs habitants, la plupart des entomologistes ont imaginé que les puits et les cratères modelés par les *Odontotermes* et autres genres représentent un système de cavités propres à assurer une ventilation automatique du nid.

Cette explication, qui paraît si naturelle et qui est devenue classique, fut exprimée dès la fin du XVIIIe siècle par SMEATHMANN décrivant les « merveilles » du dôme des Termites belliqueux. DOFLEIN (1906) soutient que les nids des Termites sont des constructions « hygiéniques » dans lesquelles chaque cheminée est une manche à air par laquelle l'humidité, l'anhydride carbonique et autres gaz délétères sont évacués à l'extérieur, tandis que de l'air frais pénètre par les ouvertures inférieures du nid. De la sorte, la termitière est traversée, de la base au sommet, par un courant d'air continu. Les cheminées d'aération seraient adaptées à la taille de l'édifice et aux conditions climatiques. DOFLEIN se propose d'étudier les rapports existant entre le nombre et les dimensions des cheminées et la population, la quantité des meules à champignons, les matériaux de construction, le climat et la position systématique du Termite. Il estime que les cheminées servent aussi de route aux troupeaux de Termites. Il aurait aussi observé des chambres à meules communiquant avec l'extérieur par une galerie.

ESCHERICH (1911) a adopté et amplifié la théorie de DOFLEIN. Il a fait valoir que l'air pénètre dans la termitière par la voie souterraine, soit à travers la terre meuble au-dessus de laquelle s'élève le nid, soit en s'engouffrant dans les galeries d'accès. Les cheminées qui parcourent l'édifice dans toute sa hauteur sont les seuls conduits d'évacuation. Dans la figure 40 de son Mémoire, reproduite ci-contre (fig. 20), ESCHERICH s'inspire de la structure des monticules construits par les *Odontotermes redemanni* de l'île de Ceylan et schématise les courants d'air circulant à l'intérieur de la termitière.

Plusieurs autres biologistes font allusion à l'existence de communications directes entre les parties habitées du nid et l'extérieur et admettent la théorie de DOFLEIN.

D'après FULLER (1915), les grandes cheminées de l'*Odontotermes latericius* communiqueraient avec les chambres à meules par des galeries juste suffisantes pour que passent de front deux insectes. Mais l'ento-

mologiste sud-africain marque des incertitudes quant à ces communications et reconnaît, de lui-même, que les cheminées qu'il observe dans les dômes des Termites belliqueux ne s'ouvrent réellement pas à l'extérieur (p. 387 du mémoire). Selon Bathellier (1927), le mur du nid des *Macrotermes gilvus* indochinois « est percé, par endroits, de très petits conduits disposés en un réseau compliqué : ainsi, l'intérieur de la termitière est mis en rapport avec l'extérieur, par des ouvertures que les soldats peuvent facilement défendre » (p. 189 du mémoire de 1927).

Emerson (1937), parlant de l'architecture des termitières, note que, dans les nids souterrains, lors de la saison humide, l'évacuation de

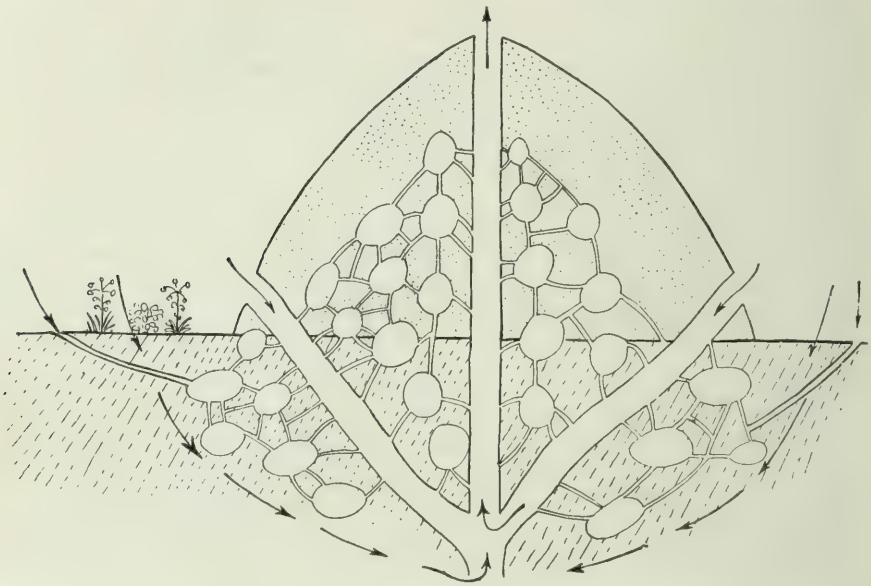


Fig. 20. — Schéma de la prétendue ventilation d'un nid d'*Odontotermes* d'après Escherich. Les flèches indiquent le sens des courants d'air.

l'anhydride carbonique en excès est difficile. Aussi, les *Apicotermes*, qui comptent parmi les plus habiles constructeurs, ménageraient-ils, dans la paroi du nid, des orifices d'aération, à peine gros comme une tête d'épingle, régulièrement disposés et orientés pour éviter la pénétration de l'eau dans le logis. Mais nous n'avons pas à nous occuper ici de la nidification des *Apicotermes*, qui, à elle seule, mérite une étude. Dans la légende d'une photographie (p. 248 du tiré à part) représentant vraisemblablement la termitière d'un *Bellicositermes*, Emerson cumule deux erreurs, d'abord il répète que les meules à champignons sont faites d'excréments, ensuite il attribue un rôle de ventilation aux sortes de cheminées ou mieux crevasses qui séparent les tourelles. Ces « cheminées d'aération » serviraient à « conditionner » l'air des chambres à meules. Tout cela est inexact.

Gœtsch (1940), dans un schéma général de la termitière, fait commu-

niquer avec l'extérieur les parties habitées, s'inspirant en cela des données et des dessins d'Escherich.

Accordons une mention spéciale aux travaux de Petch (1906), qui, bien que signalant d'étroits passages unissant les chambres à meules aux cheminées, combat la théorie de la ventilation.

Quant à nous, il ne nous est pas possible d'accepter celle-ci, parce que nous avons été, malgré notre bonne volonté, dans l'incapacité de découvrir les prétendues communications du nid avec l'extérieur.

Après avoir examiné, avec minutie, des centaines de dômes, grands et petits, bâtis par les *Bellicositermes* sans jamais y découvrir une solution de continuité mettant l'endoécie en relation avec l'air libre, nous pouvons être catégorique : la muraille est absolument continue ! Les orifices qui s'observent çà et là à la surface sont, le plus souvent, l'œuvre d'Hyménoptères nidifiants et se terminent en culs-de-sac. Toute porte ouverte par accident sur l'extérieur est rapidement, sinon instantanément, repérée par les occupants du nid ; les grands soldats y accourent les premiers, et bientôt les ouvriers l'obturent.

Les monticules d'*Odontotermes*, de *Protermes* et peut-être d'*Ancistrotermes cavithorax*, avec leur exoécie plus ou moins développée, semblent, *a priori*, devoir confirmer la thèse des auteurs allemands. Mais nos observations personnelles nous permettent d'affirmer qu'il n'en est rien.

Les monticules des *Odontotermes*, *Protermes* et *Ancistrotermes* que nous avons fouillés ne nous ont jamais montré une communication quelconque entre l'endoécie et l'exoécie.

La termitière des *Protermes* (fig. 3 à 5) possède les plus belles cheminées et l'exoécie la plus spacieuse ; or, c'est en vain que nous y avons cherché cette communication. Les fouilles consistant à suivre les couloirs partant des chambres à meules sont difficiles ; nous les avons exécutées avec le plus grand soin, et toutes nous ont montré que ces conduits n'aboutissent pas à l'extérieur.

Sans doute, il peut paraître étrange que les grands puits et les larges galeries courant en tous sens dans le monticule demeurent isolés de l'habitation proprement dite, alors que leur disposition paraît si propre à assurer une ventilation par thermosiphon ; mais il faut bien se rendre à l'évidence : endoécie et exoécie sont indépendantes.

Comment expliquer que nos observations s'opposent à celles de Doflein, Petch, Escherich et Bathellier ? Il se peut que ces auteurs n'aient pas fouillé les nids avec une précaution suffisante et, bien que n'ayant pas suivi les galeries sur tout leur parcours, aient supposé qu'elles débouchaient dans les cheminées. *Il se peut aussi que les communications soient temporaires et ouvertes seulement pendant la saison humide.* A ce propos, nous devons remarquer que nos observations ont été faites pour la plupart en saison sèche.

Toutefois, il serait surprenant que les nids des *Protermes*, étudiés par nous, aient été modifiés en raison de la sécheresse atmosphérique. En effet, tous étaient situés dans la forêt dense, constamment humide, et

décembre 1938, époque de nos fouilles, fut passablement pluvieux dans la région de Danané, où nous opérions.

Kemner (1934), observateur sagace, sans distinguer comme nous le faisons ici les divers systèmes cavitaires de l'édifice, constate que le nid des *Macrotermes gilvus* de Java ne communique directement *par aucun* orifice avec l'extérieur ; pas plus d'ailleurs qu'aucun monticule bâti par d'autres Termites (*Odontotermes* sous-entendu) et fouillé par lui. Il ne croit pas à la théorie de la ventilation et estime que, dans les régions tropicales humides, l'aération se fait très bien à travers la terre, sans l'intermédiaire de manches à air.

Petch (1906) a, bien avant lui, combattu la thèse de Doflein et exposé longuement les motifs de son opposition. Il remarque que la partie essentielle du dispositif de ventilation, l'ouverture inférieure, manque toujours et que les Termites ferment rapidement toutes les ouvertures produites accidentellement (à ce propos, Petch ne s'est plus souvenu qu'il parlait, quelques pages plus haut, de galeries reliant les chambres à meules au dehors !).

Aucun souffle n'est perceptible à l'intérieur de la cheminée, et pourtant, étant donnée l'étroitesse des conduits souterrains, un courant d'air violent pourrait seul produire une ventilation efficace. Le nombre des cheminées n'est nullement en rapport avec les dimensions du nid ; les termitières sortant à peine de terre en possèdent trois ou quatre, alors que des monticules hauts de 2 mètres n'en ont qu'une seule ! Les cheminées ne servent pas normalement de voie de sortie aux Termites ; les ailés pourtant les empruntent lors de l'essaimage. Petch, après avoir fait des mesures, affirme que les prétendues cheminées de ventilation ne modifient en rien la température interne de la termitière (1).

Mais alors, quel est le rôle de l'exoécie ? A dire vrai, nous l'ignorons. Peut-être est-il fort mince, car l'exoécie n'existe que dans les nids de quelques genres, et le nombre des puits et cheminées ne varie nullement en proportion de la taille et de l'âge de la construction. On a aussi imaginé qu'ils servent au drainage des eaux pluviales, évitent l'inondation des chambres à meules et la noyade de leurs occupants. Petch, les remplissant d'eau, a toujours remarqué que les meules demeuraient à sec ; mais, dans les nids hypogés, elles sont tout aussi bien à l'abri de l'inondation. On pourrait aussi supposer qu'en augmentant la surface de la termitière l'exoécie en favorise l'assèchement, mais il s'agit là d'un bénéfice bien aléatoire et bien discutable.

Il est possible que le fait de réserver, dans la masse du nid, des espaces vides et indépendants des parties habitées, tienne à des particularités de la technique utilisée par les Termites. Notre opinion n'aura de valeur que lorsqu'on aura suivi les étapes successives du nid au cours de son développement et lorsqu'on aura assisté à la reconstruction de l'édifice.

(1) Les Termites qui habitent les régions les plus chaudes, celles où apparemment la ventilation serait le plus utile, construisent des nids tout entiers souterrains sans *aucune communication* avec l'extérieur, tel par exemple le *Cyclotermes erraticus* de l'Aïr.

Bien que l'endoécie ne s'ouvre pas normalement à l'extérieur, il reste cependant entendu qu'au moment de l'essaimage les ouvriers percent la muraille de part en part pour frayer un passage aux ailés. Les orifices ainsi pratiqués débouchent souvent dans les cheminées de l'exoécie, et c'est par leurs cratères que s'écoule au dehors le tourbillon des essaimants.

Ajoutons que les nids des *Macrotermitinæ* sont le point de départ d'un réseau serré et compliqué de galeries souterraines qui se continue, au dehors, par des tubes rampant à la surface du sol ou le long des bois attaqués. Nous reprendrons, à propos de la recherche des aliments et des matériaux de construction, la description de cette immense périécie, au centre de laquelle la termitière se tient comme une Araignée sur sa toile.

Nous y verrons que, sous certaines conditions, les *Macrotermitinæ*, fabricants de sciure de bois, vont travailler à l'extérieur et sortent par une ouverture en rapport avec la périécie et fort éloignée du nid. La colonne de travailleurs et de soldats ayant réintégré le logis, cette ouverture est alors soigneusement oblitérée en surface ou en profondeur.

Ainsi, il apparaît que, sauf dans les cas de force majeure, d'essaimage ou d'expéditions en vue d'une récolte, la termitière demeure isolée du milieu extérieur et que ses occupants s'appliquent à maintenir cet isolement aussi total que possible.

En vérité, ni Petch, ni les autres auteurs ne paraissent avoir reconnu l'exacte signification du nid, dont ils font un asile où l'Insecte trouve l'abri et aussi parfois la nourriture (cas des Protermites et de divers Mésotermites). Cette opinion n'est que partiellement vraie. *Le nid a pour principal effet d'isoler complètement l'animal de l'atmosphère extérieure et de lui procurer un microclimat stable.*

Les Termites sont avant tout des *sténothermes* et des *hygrophiles*, qui ne supportent pas l'agitation de l'air et vivent presque toujours en atmosphère confinée (1). Le maintien, dans le nid, d'un degré hygrométrique élevé s'oppose à une ventilation active et exige que l'air intérieur, celui de notre endoécie, échappe aux variations météorologiques. La vérité de ces assertions apparaît clairement pour les Termites des régions où règne une grande siccité : savanes sahéliennes, steppes, déserts... L'animal le plus commun au Sahara, c'est le Termite ! Mais son abondance a été méconnue, car il se terre dans la profondeur du sol, où persiste, en tout temps, l'humidité qui lui est indispensable.

Même en forêt, où la sécheresse ne les menace guère, les Termites pratiquent une claustration quasi absolue : tels les *Cubitermes* et genres alliés, ainsi que tous les cartonniers : *Microcerotermes*, *Eutermes*, *Nasutitermes*, etc.

L'horreur du vent, l'hydrophilie et la photophobie commandent, probablement, cette vie en milieu hermétiquement clos.

Naguère, nous avons entrepris l'élevage de deux espèces européennes : le Termite lucifuge (*Reticulitermes lucifugus*) et le Termite à cou jaune

(1) Il serait fort intéressant de connaître l'influence de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère du nid sur les Termites. Elle est peut-être importante. Rappelons que la teneur en acide carbonique du sol varie directement avec l'humidité de celui-ci.

(*Calotermes flavicollis*) dans des bocaux qui étaient parcourus par un courant continu d'air saturé de vapeur d'eau. Les Insectes supportaient mal de telles conditions et leurs colonies périclitaient.

On peut s'étonner que nos devanciers n'aient pas découvert ce besoin d'air confiné et calme qui est si caractéristique des Termites. Ils se sont trop peu adonnés à l'élevage expérimental, surtout des espèces exotiques, pour que les traits éthologiques des Isoptères leur apparaissent en toute clarté.

Tôt ou tard, les Termites claquemurent, avec un soin jaloux, le nid mis à leur disposition, en calfatent la moindre fissure, soit avec du mortier ou du bois mâché, soit avec de la pâte stercorale. Dans les conditions naturelles, tout orifice du nid serait une porte ouverte aux plus implacables de leurs ennemis, les Fourmis, qui sortent toujours vainqueurs de la lutte. Il n'est peut-être pas inutile de rappeler que les Termites n'ont de salut qu'en élevant, dès qu'ils le peuvent, une solide barrière entre eux et leurs assaillants.

Le microclimat, qui règne dans la termitière parfaitement close, se caractérise par une obscurité absolue, un degré hygrométrique élevé et à peu près constant, une température peu variable, une atmosphère calme et riche en anhydride carbonique.

Dans l'habitacle des Termites du Natal, l'air est saturé de vapeur d'eau (98-100 p. 100) ; la température y oscille autour de 27° (1). Une perpétuelle touffeur enveloppe le couvain.

Dans le nid des *Odontotermes redemanni*, Petch a observé la même stabilité de la température et son indépendance par rapport à celle de l'extérieur ; à une variation de 12° au dehors, correspond une variation de 2° au dedans. L'isolement thermique est moins bien assuré chez les *Odontotermes* que chez les *Bellicosttermes* (différence dans l'épaisseur de la muraille).

La ventilation, si elle existait, aurait pour effet de brasser l'atmosphère interne et de mettre sa température en équilibre avec celle de l'extérieur. Cette conséquence a complètement échappé à Escherich. La meilleure défense contre la variation thermique n'est pas l'aération, mais l'isolement. La terre réalise un excellent écran, ainsi qu'en font foi les mesures effectuées au Sahara et autres déserts (2).

(1) Mesures effectuées dans la région de Danané (Côte d'Ivoire). Pour donner une idée de la stabilité de la température à l'intérieur de l'habitacle d'une grande termitière à une profondeur de 0m,90, voici les mesures concernant deux jours non consécutifs :

30 décembre 1938 :

Température extérieure : maximum 28°, minimum 21°. Habitacle : maximum 27°, minimum 26°,2.

2 janvier 1939 :

Température extérieure : maximum 32°, minimum 19°,5. Habitacle : maximum 27°,5, minimum 27°.

(2) Les *Anacanthotermes* (*Hodotermitidæ*) sahariens, après les pluies, ouvrent de petits orifices dans le sol ; ils les referment en période sèche. Les *Trinervitermes*, qui habitent les savanes guinéennes, construisent, au-dessus de leur hypogée, un monticule de structure alvéolaire parfaitement étanche qui leur sert de grenier à grains ou à fourrage ; la partie habitée est enfouie dans la profondeur (fig. 7).

Au total, l'emplacement et l'architecture du nid dépendent de plusieurs facteurs : les uns liés aux circonstances, les autres à la constitution et au comportement des constructeurs. Nous aurons l'occasion de le montrer dans d'autres parties de ce mémoire.

V. — Considérations générales sur les nidifications des « Macrotermitinæ ».

Nos connaissances concernent un nombre si limité d'espèces qu'il est prématuré de porter un jugement d'ensemble sur l'industrie des *Macrotermitinæ*. Ici, ne retenant que les faits bien établis, nous nous bornerons à mettre en relief ses caractères généraux.

Par maints traits de leur comportement ainsi que par l'architecture de leurs nids, les *Macrotermitinæ*, comme nous l'avons déjà dit, semblent appartenir à deux lignées, parentes sans doute, mais bien distinctes. L'une englobe les espèces qui bâtissent des nids à chambres séparées et se contentent de confectionner des meules à champignons. L'autre comprend celles qui édifient des termitières à habitacle et mettent en tas la sciure de bois et autres menus débris végétaux (1). Entre les cas extrêmes, quelques intermédiaires semblent exister. Seuls les nids ayant atteint leur forme parfaite peuvent entrer en ligne de compte.

Première lignée, dite des « Odontotermes ».

Les *Macrotermitinæ* de la première série comprennent, selon nous, les genres *Odontotermes* (avec les sous-genres *Hypotermes*, *Cyclotermes* et *Odontotermes* s. st.), *Protermes*, *Microtermes* et *Ancistrotermes* ; ils construisent des nids passablement différents, parmi lesquels nous reconnaîtrons quatre types, nombre qui probablement s'élèvera au fur et à mesure que notre documentation s'enrichira.

1° *Type « Odontotermes sundaicus »*.

Les nids de ce type sont tout entiers hypogés et se composent uniquement de chambres creusées dans la terre, à des profondeurs variables, égales de taille, reliées entre elles par un réseau de galeries. La cellule royale ne diffère par rien de très marquant des chambres à meules ; sa voûte est plus surbaissée et son plancher plus soigné et bien horizontal. Les habitations de *Odontotermes sundaicus* Kemner, *O. bogoriensis* Kemner, *O. javanicus* Holm., fouillées à Java par Kemner (1934), en fournissent de bons exemples.

Les *Microtermes hollandei* et *vadschaggæ* de l'Ouest-Africain, le *Mi-*

(1) L'éthologie des *Allodontermes* et *Sphærotermes* étant inconnue, nous ne savons à laquelle de ces deux lignées se rattachent ces genres.

crotermes insperatus Kemner de Java (Kemner, 1934) et le *Microtermes incertoides* Holm. de l'Annam et de Cochinchine (Bathellier, 1927), nidifient d'une façon très analogue. Les petites chambres à meules sont creusées à une faible profondeur dans le sol et dispersées sur de larges surfaces. Ainsi, Kemner dénombre trente chambres de *M. insperatus* dans un terrain long de 3 mètres et large de $0^m,75$; la cellule royale se trouvait en bordure de ce « champ de meules », à $0^m,20$ de la chambre la plus proche.

2° *Type « Odontotermes sudanensis ».*

Les *Odontotermes redemanni* Wasm. (fig. 21) et *O. obscuriceps* Wasm. de Ceylan, *O. vulgaris* (Havil.), *Odontotermes sudanensis* (Sjöstedt) (fig. 1 et 2)

Fig. 21. — *Odontotermes redemanni* de l'île de Ceylan. Schéma du nid d'après Escherich.

d'Afrique occidentale, élèvent au-dessus du sol des tumuli, à l'intérieur desquels ils aménagent des chambres à meules, sensiblement de mêmes dimensions, et une loge royale, sans paroi propre, qui occupe une position centrale ou subcentrale. Une exoécie, avec de larges cratères s'ouvrant à l'extérieur, parcourt la masse du monticule. Dans sa jeunesse, l'habitation est entièrement souterraine et offre la disposition des nids du type précédent.

La termitière de *Protermes minutus* est organisée comme celles des *Odon-*

totermes redemanni et *sudanensis*. Toutefois, l'exoécie y prend plus d'extension et forme de puissantes cheminées qui surmontent l'édifice. En outre, nombreuses sont les chambres à meules creusées dans la profondeur du sol.

Les *Ancistrotermes crucifer*, quand ils se bâtissent une termitière autonome, édifient un tumulus à exoécie qui ressemble, à divers égards, à celui des *Odontotermes sudanensis*.

3° *Type « Cyclotermes »*.

Les *Odontotermes* du sous-genre *Cyclotermes*, si l'on s'en rapporte aux études de Fuller (1915) et de Bathellier (1927), construisent des nids bien différents des précédents.

Voici, d'après Bathellier, le plan de la demeure du *Cyclotermes hainanensis* Light, espèce commune au Tonkin et dans le Haïnan (fig. 22). Rien

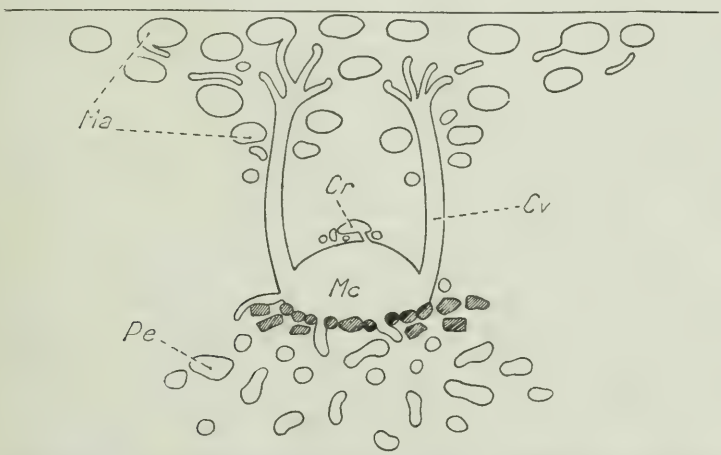


Fig. 22. — *Odontotermes* (*Cyclotermes*) *hainanensis* d'Indochine. Schéma du nid d'après J. Bathellier. — *Cr*, cellule royale ; *Cv*, cheminées verticales ; *Ma*, chambres à meules accessoires ; *Mc*, chambre à meules principale ; *Pe*, grandes galeries à l'origine de la périécie.

au dehors ne trahit la présence de la termitière, si ce n'est, au temps de l'essaimage, quelques petites saillies verruqueuses percées d'orifices pour la sortie des ailés. A peu près au centre du nid, à environ un demi-mètre de profondeur, se tient une chambre circulaire, d'amples proportions, à plancher horizontal et à toit en coupole (hauteur 25 cm., diamètre 40 cm.). « De la voûte pendent des sortes de stalactites en terre soigneusement polies et des rampes de même nature font, çà et là, saillie dans la cavité, en se détachant de la paroi générale. L'intérieur est occupé par trois très larges meules à champignons, irrégulièrement superposées, et séparées, par endroits, par des lames argileuses plus ou moins horizontales, reliées aux « stalactites » et « rampes » de la paroi. Ainsi, les Termites

peuvent gagner rapidement n'importe quel point de la masse des meules. »

Sur le pourtour de la voûte s'élèvent cinq ou six cheminées verticales (*Cu*) (5 cm. de diamètre environ), « qui se terminent à 15 centimètres du sol, par un ensemble de conduits très étroits presque imperceptibles. Autour des cheminées et au-dessus de la voûte principale se trouvent des chambres à meules (*Ma*), d'à peu près 15 centimètres de long sur 11 centimètres de large et 10 centimètres de haut. Elles augmentent en nombre en se rapprochant de la surface ; leur couche superficielle forme un réseau circulaire d'environ $1^{m},50$ de diamètre ».

« Au-dessus de la chambre centrale, entre les bases des cheminées se trouve la loge royale (*Ca*). Elle est creusée dans un bloc de terre épais et solide, percé seulement de petits orifices externes et relié par quelques logettes à la grande cavité principale. Elle est circulaire, de 7 à 8 centimètres de diamètre, avec un sol légèrement déclive vers le centre, et une voûte dont le sommet atteint 2 centimètres. »

Au-dessous de la grande chambre centrale, court un système de galeries cylindriques (*Pe*) (périécie), larges de 5 centimètres, qui s'enfoncent dans le sol et s'éloignent du nid.

Il se peut que le *Cyclotermes latericius* (Hav.), espèce africaine abondante surtout dans le Sud du continent noir, construise des nids analogues à ceux de son congénère indo-chinois. Mais les données de Fuller (1915), les seules que nous possédions sur ce sujet, sont en partie douteuses pour des raisons exposées plus loin, aussi n'est-il pas possible d'établir un parallèle valable entre les mœurs des deux espèces.

En Afrique australe, le *Cyclotermes latericius* (fig. 23) loge ses jeunes termitières entièrement sous terre. Il n'en trahit l'existence que plus tard, lorsqu'elles atteignent un grand développement : au début par de modestes amas d'argile, ensuite par des monticules aplatis (un demi-mètre de haut pour 3 à 6 mètres de diamètre). Dans la profondeur se développe une grande cavité que cloisonnent irrégulièrement des rampes, des traverses d'argile et que remplit une énorme meule à champignons. D'étroites galeries partent de cette cavité centrale et se rendent à des chambres plus petites, disposées, plus ou moins en couronne, autour d'elle. Des meules d'un beau fini reposent dans ces loges. Plus près de la surface, le nid comprendrait d'autres chambres, irrégulièrement cloisonnées dans le sens horizontal, dont Fuller fait des greniers, pour y avoir trouvé, *une fois*, des semences de graminées. Les communications entre ces prétendus « greniers » et le reste du nid sont mal précisées. En outre, le monticule et la partie souterraine sont parcourus par de larges conduits dont certains prennent une direction verticale et se continuent à l'extérieur par des cheminées béantes ou fermées au moyen d'un chapeau en argile. D'étroits couloirs relieraient les chambres habitées à ce système de cavités qui correspond, évidemment, à l'exoécie des nids d'*Odontotermes* et de *Protermes*.

Il n'est point sûr que les nids étudiés par Fuller soient en totalité l'œuvre du *Cyclotermes latericius* : n'a-t-il pas reconnu lui-même, dans une lettre écrite à Hegh (1922), que certains nids, attribués tout d'abord à

Cyclotermes latericius, appartenaient en réalité à *Odontotermes transvaalensis !*

En outre, les greniers à semences ou prétendus tels seraient creusés par un *Trinervitermes* que cela ne me surprendrait pas, d'autant plus que

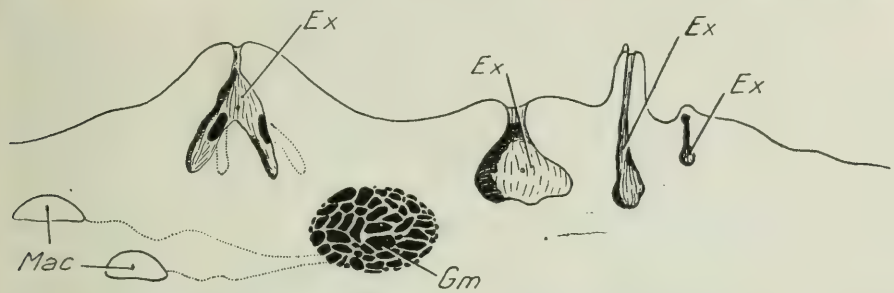


Fig. 23. — *Odontotermes latericius* du Natal. Schéma du nid d'après Claude Fuller. — *Ex*, divers types de cheminées dépendant de l'exoécie ; *Gm*, chambre à meule centrale ; *Mac*, chambres à meules accessoires.

ce dernier genre hante les mêmes lieux que le *Cyclotermes latericius* et moissonne avec prédilection les graines de graminées, *pratique inconnue chez les Macrotermitinæ.*

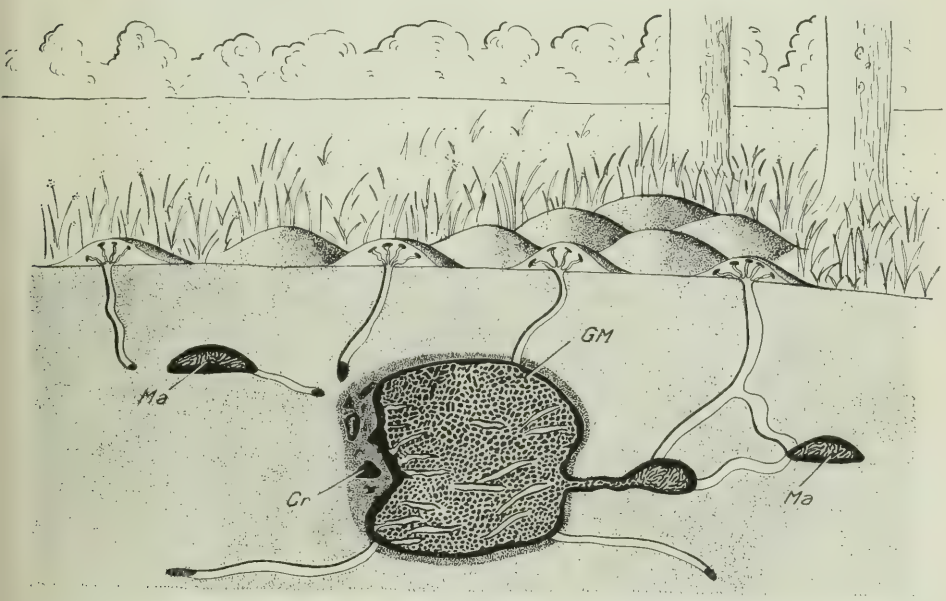


Fig. 24. — *Odontotermes badius* du Natal. Schéma du nid d'après Claude Fuller. — *Cr*, cellule royale ; *GM*, grande meule centrale ; *Ma*, meule accessoire.

A dire vrai, les observations de Fuller sont à reprendre afin que soit reconnue la part d'exactitude qu'elles comportent.

Le même auteur a étudié les nids de trois autres *Odontotermes* sud-africains : *O. badius* Hav., *O. angustatus* Rambur et *O. vulgaris* Hav.;

mais il est vraisemblable que plusieurs attributions erronées faussent ses résultats. Ainsi, *S. badius*, *O. monodon* et *O. transvaalensis* paraissent avoir été pris plusieurs fois les uns pour les autres, et *O. vulgaris* et *O. angustatus* ont sûrement été confondus à diverses reprises.

Une vaste chambre hypogée (*G M.*, fig. 24) pourvue d'expansions latérales et plusieurs chambres accessoires (*Ma*) composent la demeure des *Odontotermes badius*. Toutes contiennent des meules à champignons. La loge royale (*Cr*) est située sur le côté et à mi-hauteur de la chambre centrale. Plusieurs cheminées verticales partent indifféremment des chambres principales et accessoires ; chacune d'elles se termine par un faisceau de galeries étroites qui se perdent dans un cônule de terre. Vus du dehors, les cônules d'une même termitière ressemblent à des taupinières placées côte à côte. Non rarement, toute construction épigée ferait défaut (jeune nid ?).

Fuller (1915) a aussi décrit le nid de l'*Odontotermes angustatus* Ramb. Il ressemble à celui du *Cyclotermes hainanensis* d'Indochine. La grande chambre centrale s'y retrouve avec des rampes verticales en argile et, à sa base, des lames d'argile servent de socle à une volumineuse meule à champignons, en forme d'oignon. Plusieurs larges galeries (2 cm.) se détachent de la voûte, pénètrent dans un dôme épigé qui surmonte la termitière, et se dilatent en ampoules près de la surface, sans se mettre, toutefois, en communication avec l'extérieur. Fuller ne mentionne ni la loge royale, ni les chambres accessoires (1).

4° *Type « Microtermes incertus »*.

Si les *Microtermes* qui vivent en commensaux avec d'autres Termites construisent des nids simples, faits de chambres à meules et de chambres à œufs, et se développant sans plan régulier, ils agissent autrement quand ils édifient des termitières autonomes. Nous n'avons pas eu la chance d'en découvrir et devons nous en tenir aux données d'autrui.

Deux espèces, l'une indienne, l'autre sud-africaine, creusent sous terre des nids d'un même type.

Desneux (1905) a rapporté les observations faites par Bell sur *Microtermes mycophagus* Desneux, aux environs de Karachi (Indes). Une galerie de mine (*A* et *C*) part de la surface (2), s'enfonce obliquement dans le sol

(1) Fuller (1915) avait tout d'abord attribué ces nids à *Odontotermes vulgaris* ; il a reconnu son erreur dans une lettre adressée à Hegh (1922) et dans une publication (1922) que nous n'avons pu réussir à nous procurer. *O. vulgaris* nidifie comme *O. sudanensis* : ses tumuli ont été décrits *grosso modo* par Tragardh (1903), qui les attribuait à un *Termes affinis*, en fait identique à *O. vulgaris*. Sjöstedt (1914) a décrit et figuré un nid qu'il attribue au *Microtermes kauderni* de Madagascar. Cette termitière ressemble à celle d'*Odontotermes sudanensis* à un détail près : l'existence d'une série de chambres vides périphériques (*Pc*, fig. 27). L'attribution est douteuse ; on ne pourra se prononcer sur sa validité qu'après de nouvelles recherches.

(2) Le puits de mine principal aboutit bien à la surface du sol, mais, à l'extérieur, se continue sans doute par des tubes ou des placards en terre, à l'abri desquels les *Microtermes* vont chercher leurs aliments.

(fig. 25) et donne accès, par des couloirs latéraux (*B* et *D*), à des chambres

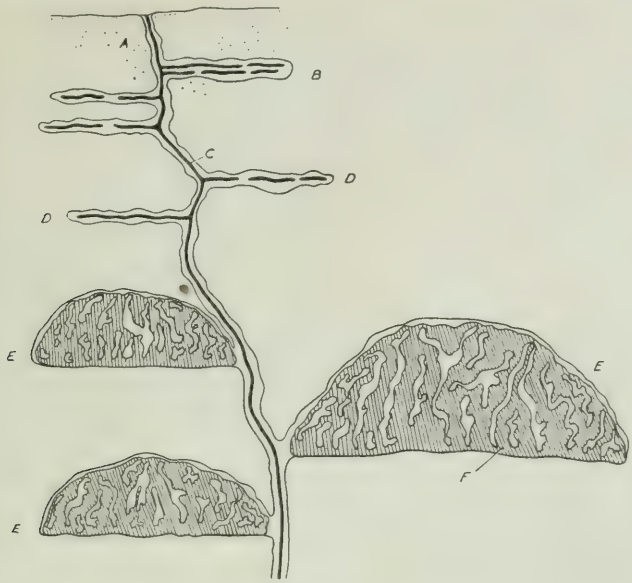


Fig. 25. — Schéma du nid de *Microtermes mycophagus* des Indes, d'après J. Desneux.

sur le plancher horizontal desquelles reposent les meules à champignons

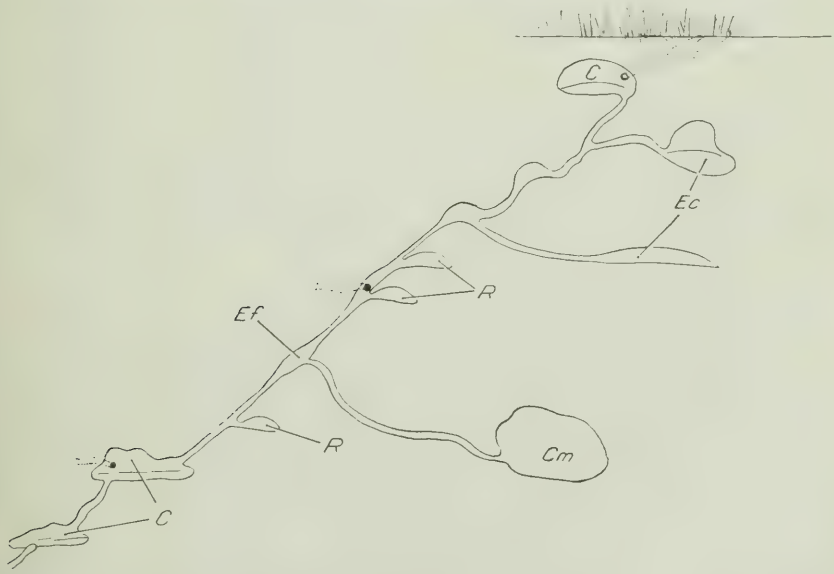


Fig. 26. — *Microtermes incertus* du Natal. Schéma du nid d'après Claude Fuller (Natal). — *C*, chambres d'habitation ; *Cm*, chambres à meules ; *Ec*, ébauches de chambres à meules (?) ; *Ef*, renflements fusiformes de la grande galerie descendante ; *R*, chambres de repos (?).

(*E* et *F*). De place en place, quelques chambres vides, dont certaines à deux étages, s'insèrent sur la galerie principale.

M. incertus confectionnerait, selon FULLER, de petites meules à champignons, grosses tout au plus comme une noix, caractéristiques du genre *Microtermes* et des meules bien plus volumineuses de 7 centimètres et plus. Par leur forme et leur aspect peu grenu, ces meules diffèrent beaucoup de celles de la première sorte (comparer les figures 4 et 5 de la planche XXXI du mémoire de FULLER, 1915). FULLER n'aurait-il pas confondu deux termitières appartenant l'une, à petites chambres, au *Microtermes incertus*, l'autre, à chambres plus spacieuses, à quelque *Ancistrotermes* (les genres *Ancistrotermes* et *Microtermes* ont des ouvriers peu différents) ?

La question vaut d'être posée. Ajoutons que *M. incertus* pratique aussi l'inquilinisme et se contente alors d'un nid sans plan défini.

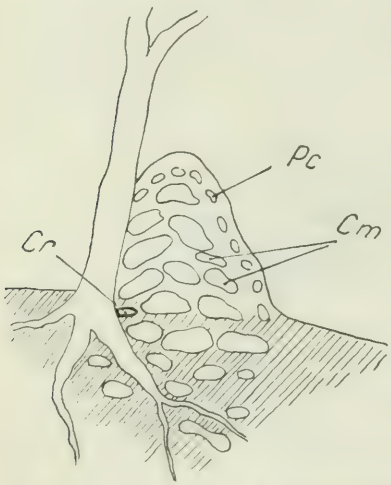


Fig. 27. — *Microtermes Kauderni* (?) de Madagascar. Schéma du nid d'après Y. SJOSTEDT. — *Cr*, cellule royale ; *Cm*, chambres à meules ; *Pc*, cavités périphériques.

DEUXIÈME LIGNÉE DITE DES « BELLICOSITERMES ».

Les pages qui précèdent ont donné au lecteur une idée suffisante de l'architecture des nids construits par les *Pseudacanthotermes*, *Acanthotermes* et *Bellicositermes* (1) pour que nous nous contentions ici d'y faire une simple allusion.

Alors que le nid des *Pseudacanthotermes* se compose de chambres distinctes, creusées à même la terre et pourvues d'une meule à champignons, celui des *Acanthotermes* montre, outre l'agrandissement très notable des chambres, leur subdivision par un système de minces cloisons qui rappelle l'habitacle des *Bellicositermes*. C'est au centre d'une de ces chambres cloisonnées que réside la cellule royale.

Auprès des genres *Pseudacanthotermes* et *Acanthotermes*, nous placerons, par ordre de complexité croissante du nid, le genre *Macrotermes*. De celui-ci, dont les espèces existent en Afrique et en Asie tropicale (Malaisie comprise), seule la termitière du *M. gilvus* var. *malayanus* (Indochine Malaisie) est connue grâce aux excellentes descriptions de BATHELLIER (1927) et de KEMNER (1934). Le premier a étudié uniquement la forme parfaite âgée, tandis que le second a surtout fait porter ses recherches sur les constructions juvéniles.

(1) Il est vraisemblable que le genre *Synacanthotermes* viendra s'insérer dans cette série, car, morphologiquement, il s'apparente aux *Acanthotermes* et ses meules (dessinées par SJOSTEDT, 1900) ressemblent à celles des *Pseudacanthotermes*.

Le nid adulte est d'ordinaire épigé ; il apparaît comme un mamelon en mortier, haut tout au plus de $1^m,50$. Une muraille massive, que parcourent quelques galeries sinueuses, enveloppe une vaste construction alvéolaire (fig. 28), qui, manifestement, s'homologue à l'habitacle des *Bellicositermes*. Les cloisons en sont minces et enchevêtrées ; toutefois, les alvéoles ont des planchers à peu près horizontaux sur lesquels reposent les meules à champignons et les amas de sciure. La cellule royale occupe le centre de cette construction et ressemble beaucoup à celle des *Bellicositermes*.

Plus dans la profondeur, en pleine terre, existent des chambres vides ($0^m,20$ et plus) qui sont reliées par des avenues spacieuses ($0^m,10$ de diamètre) et débordent de beaucoup la base du nid. Leur signification est inconnue (1).

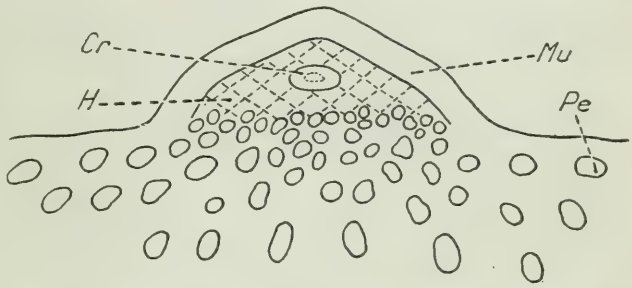


Fig. 28. — *Macrotermes gilvus* d'Indochine. Schéma du nid d'après J. Bathellier. — *Cr*, cellule royale ; *H*, habitacle ; *Mu*, muraille ; *Pe*, périécie.

Haviland (1897) a donné du nid de *Macrotermes gilvus* var. *malayanus* un schéma qui ne s'accorde pas avec celui de Bathellier. Il y figure les meules comme étant séparées de la zone feuilletée qui entoure la cellule royale, alors que rien de pareil n'est signalé ni par Bathellier, ni par Kemner (2). La réalité d'une telle disposition paraît douteuse.

Les édifices construits par les *Bellicositermes natalensis*, *bellicosus* et *waterbergi* Fuller (3) ont des dispositions intérieures fort analogues, dont nous avons déjà indiqué les particularités. L'habitacle s'individualise plus nettement que dans les nids des *Macrotermes* et, sauf à l'ultime stade, s'élève sur un socle que supporte une colonnade de piliers. Il s'isole parfaitement de la muraille ou de la terre qui l'entoure. Un vaste espace libre

(1) Bathellier suppose qu'elles peuvent servir à l'écoulement des eaux pluviales et évitent de la sorte que le nid soit inondé. Il a versé de grandes quantités d'eau dans un nid sans pouvoir le remplir. (Cf. Petch, 1906).

(2) La figure 1 de la planche IV du mémoire de Kemner (1934) ne semble pas correspondre, contrairement à sa légende, au nid épigé d'un *Macrotermes gilvus*. Le texte de Kemner n'y fait d'ailleurs aucune allusion. Les jardins à champignons, très globuleux et d'un relief particulier, y sont isolés dans des loges à parois massives ; aucun habitacle à lamelles d'argile ne s'y voit. Cette termitière appartient vraisemblablement à quelque *Odontotermes*, bien que Kemner assure qu'à Java tous les Termites de ce genre se bornent à construire des demeures souterraines.

(3) Fuller (1915) a figuré et sommairement décrit le nid épigé d'un prétendu *Termes* sud-africain, *T. waterbergi*. La structure de l'édifice laissait prévoir qu'il ne pouvait s'agir d'un *Termes* (= *Odontotermes*), mais bien d'un *Bellicositermes*. Sjöstedt (1926), qui a eu l'espèce en main, l'a effectivement classée dans son genre *Amplitermes*, synonyme de *Bellicositermes*. Ici, systématique et éthologie se rejoignent ; le comportement s'avère souvent aussi caractéristique du genre ou de l'espèce qu'un trait anatomique ou une particularité fonctionnelle.

s'étend d'une part entre sa face supérieure et la coupole de la muraille, d'autre part entre le socle et le sol sous-jacent. Il est à présumer que la haute cheminée ou tourelle qui surmonte le dôme du *Bellicositermes jeanneli* (Est-Africain) (Grassé, 1937) n'a pas plus de retentissement sur les aitres de la termitière que n'en ont les clochetons sur ceux des nids du *Bellicositermes natalensis* (1).

***

Nous ne tenterons pas de classer en séries phylogénétiques les nids des Termites. Les documents dont nous disposons sont trop fragmentaires pour permettre une synthèse quelque peu valable. Les essais de Holmgren (1911), de Bugnion (1923) et de Kemner (1927), pour ne citer que les principaux, ne donnent point satisfaction au naturaliste épris de certitude et sont terriblement artificiels.

L'hypothèse de Kemner est séduisante de voir, dans les Termites qui maçonnent la terre, d'anciens utilisateurs du bois, premier matériau employé par les Termites et de retrouver dans la meule un vestige d'une industrie abandonnée. En vérité, les corps spongiformes, œuvre des *Coptotermes* et de certains *Microcerotermes* (*M. depokensis*) n'ont aucun rapport avec les meules à champignons. Ils sont faits d'excréments et non de bois mâché. La ressemblance entre les uns et les autres n'est qu'une convergence toute fortuite ; elle n'a, selon nous, aucune signification phylogénétique.

(1) Notons que l'argile paraît indispensable aux *Macrotermitinæ* de la lignée *Bellicositermes* pour construire leur habitacle lamelleux (exception possible pour les *Pseudacanthotermes*).

DEUXIÈME PARTIE

LES ALIMENTS DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES

Les *Macrotermitinæ* sont, comme tous les Termites, de grands consommateurs de cellulose, mais ils ne la prennent pas exclusivement au bois et sont, à bien des égards, des polyphages, devenant même volontiers des saprophages.

Dans toute termitière ayant dépassé le stade de la fondation, seuls les ouvriers récoltent les aliments. Les sexués, les soldats et le couvain reçoivent une nourriture plus ou moins élaborée par les ouvriers.

Nous sommes en mesure d'affirmer que les *Macrotermitinæ*, comme probablement tous les autres *Metatermitidæ*, disposent d'une gamme d'aliments allant de la salive pure (aliment stomodéal) au bois brut ; en passant par toutes les pâtées contenant en plus ou moins grandes proportions l'un ou l'autre.

I. — Récolte des aliments.

A. — Lignée des « Bellicositermes ».

Le bois plus ou moins altéré (attaqué par des Champignons ou des Bactéries) a les préférences des *Bellicositermes*, *Acanthotermes*, etc... Mais ceux-ci rongent et mangent aussi le bois sain.

Deux modes de récolte sont pratiqués par les Termites de la lignée des *Bellicositermes*.

Récolte sous abri.

Nombreuses sont les galeries qui partent du soubassement de la termitière et suivent un trajet assez capricieux. Les unes s'enfoncent directement sous le nid, les autres, plus ou moins parallèles à la surface du sol, s'en éloignent, puis insensiblement remontent vers la surface. Ce système qui correspond à la périécie, telle que nous l'avons précédemment définie, forme autour de la termitière un vaste réseau, une immense toile d'araignée qui, pour les grandes colonies, couvre des hectares de terrain. Nous avons pu suivre, à peu près sans hiatus, des galeries s'étendant à plus de 200 mètres du nid ! Cette distance n'est probablement pas la plus longue que celles-ci puissent atteindre. Les galeries de cheminement sont d'ordinaire cylindriques; les plus fréquentées, aux abords du nid ou d'un lieu

de récolte, ont de 1cm,5 à 3 ou 4 centimètres de diamètre. Au départ même de la termitière des *Bellicositermes*, la périécie débute souvent par des sortes d'entonnoirs béants dans la cave du nid. Les galeries de cheminement courent d'ordinaire à une faible profondeur, de 2 à 20 centimètres ; mais on serait bien incapable de formuler une règle générale tant les accidents de terrain, les obstacles en modifient le tracé et le niveau. Souvent, surtout lorsque du bois repose sur le sol, la périécie atteint la surface où les ouvriers la continuent par des tubes gros comme le doigt qui ont des trajets plus ou moins tortueux. Tantôt ils conduisent à une pièce de bois — vieille souche, tronc abattu par une tornade, ou arbre mort encore debout — tantôt ils servent à contourner ou à surmonter un obstacle, tantôt ils ne paraissent avoir aucune utilité. Ils sont construits en terre imbibée de salive ; d'ordinaire, la terre du lieu même où ils s'édifient est le matériau employé ; pourtant, nous avons vu de tels tubes faits d'une argile presque pure dans des terrains où cette roche manquait au moins en surface ; les ouvriers, comme lorsqu'ils bâtissent l'habitacle, préfèrent accomplir un long trajet pour trouver de l'argile que d'utiliser sur place une terre pauvre en matière plastique.

Arrivé au contact d'un morceau de bois, le tube ou la galerie souterraine se continue par un placard haut de 4 à 20 millimètres sous le couvert duquel les ouvriers attaquent la substance ligneuse. L'étendue de ces placards varie beaucoup, mais peut être considérable et couvrir des dizaines de décimètres carrés. J'en ai vu revêtir la majeure partie de gros troncs gisant sur le sol.

Les ouvriers qui partent en quête de nourriture sont toujours accompagnés de soldats, grands et petits. Inutile d'ajouter que, ni les larves, ni les nymphes ne sont en état de les suivre.

Les *Bellicositermes* manifestent, à un degré déjà élevé, une curieuse pratique dont nous parlerons surtout à propos de l'*Odontotermes erraticus* (p. 165) ; dans les galeries et cavités qu'ils creusent dans le bois dont ils font leur aliment, ils apportent sans arrêt de la terre. Certaines galeries en sont complètement obstruées, d'autres en sont seulement tapissées. Enfin, à l'intérieur des grandes cavités de la périécie, les *Bellicositermes* sont capables de bâtir un ouvrage cellulaire avec cloisons et orifices de communication.

Récolte à l'air libre.

Les *Bellicositermes*, pendant le jour, cheminent constamment, soit dans la terre, soit sous le couvert des galeries-tunnels ou des placards. Cette règle souffre quelques exceptions (voir Grassé, 1937) sur la signification desquelles nous sommes mal renseignés. Toutefois, l'analyse des débris végétaux qui composent les tas de sciure m'avait conduit à admettre que les *Bellicositermes* vont à l'air libre récolter des feuilles, des graines, des chaumes de graminées, etc.

L'observation directe a vérifié l'hypothèse. Les *Bellicositermes* (il s'agit

plus précisément de *B. natalensis*) font des sorties nocturnes, au cours desquelles des milliers d'ouvriers, escortés de soldats, récoltent, en surface et librement, des parcelles végétales. Voici une observation précise faite à 25 kilomètres Est de Dogondoutchi (Niger). En novembre 1938, à 20 h. 30, dans une savane assez boisée, j'ai l'attention attirée par une sorte de grésillement qui rappelle celui que l'on entend à l'ouverture d'un grand nid de *Bellicositermes*. A la lumière d'une lampe électrique, je découvre une multitude d'ouvriers de Termites du Natal qui sortent de terre par un trou à peu près circulaire, large d'environ 12 millimètres, autour duquel, sur un rayon de $0^m,10$ à $0^m,12$, est épandu du sable encore humide, ce qui indique que l'orifice a été pratiqué depuis peu, après le coucher du soleil. Une dizaine de grands soldats, la tête tournée vers l'extérieur, sont postés autour du trou, les mandibules écartées, prêts à mordre. Non loin d'eux, j'observe à loisir les ouvriers qui diligemment tranchent des lambeaux de feuilles, arrachent de courts fragments de chaume, ramassent de menus graines et débris reposant sur le sol. Ils sont dispersés sans ordre et ne se rassemblent pas en colonnes. Serrant leur butin entre les mandibules, ils rentrent individuellement au nid par le trou, tandis que, sans arrêt, d'autres Termites en sortent. Des soldats, grands et petits, se mêlent aux ouvriers, mais ne se livrent *à aucun travail*. Les ouvriers ne s'éloignent pas à plus de 3 mètres du trou de sortie. L'observation a duré près de deux heures, au bout desquelles tous les ouvriers avaient réintégré leur gîte ; seuls quelques soldats rôdaient aux abords de l'orifice, laissé béant. L'exploration du voisinage n'a révélé la présence d'aucun nid épigé ; sans doute les Termites observés appartenaient-ils à une colonie encore entièrement souterraine. En revanche, le sol montrait çà et là des orifices identiques à celui d'où sortaient les ouvriers. Une paille introduite dans ces orifices se heurtait bientôt à un obstacle. Comme j'ai pu renouveler, en d'autres localités de la Côte d'Ivoire, les mêmes observations, j'en ai conclu que les *Bellicositermes* récoltent, au moins en partie, pendant la nuit et à l'air libre, les matériaux servant à la confection des gâteaux de sciure.

Il est vraisemblable que tous les *Macrotermitinæ* qui font de tels gâteaux exécutent les mêmes expéditions au grand air, hors de leur demeure. A l'appui de cette supposition viennent les observations de quelques entomologistes. Bequaert (1913) a vu le *Macrotermes imperator* (Sjöst.), habitant des savanes boisées du Katanga (Congo belge), sortir de son nid dès la nuit venue et récolter sur le sol les débris végétaux. Mais ce Termite n'hésite pas parfois à sortir en plein jour, tout comme le fait normalement (?) le *Macrotermes lilljeborgi* Sjöst., ainsi que l'a vu Sjöstedt (1896) à Kitta (Cameroun). Les ouvriers de cette dernière espèce découpent des rondelles (4 mm.) dans le limbe des feuilles mortes. Des colonnes marchantes, flanquées de grands soldats, se rendent en bon ordre sur les lieux de récolte puis, chargées, rentrent au nid. Des soldats, grands et petits, se mêlent ainsi aux ouvriers qui marchent en rangs serrés ; ils ne prennent pas part aux travaux. Tandis que Bequaert a vu les petits soldats du *Macrotermes imperator* découpant les feuilles mortes en lambeaux que trans-

portaient les ouvriers. De ces diverses observations, il résulte que la lucifugie des *Bellicositermes* et *Macrotermes* est sujette à des variations sur lesquelles nous sommes mal informés (1). J'ai signalé naguère des passages au dehors et en pleine lumière d'ouvriers et de soldats de Termites belliqueux.

B. — Lignée des « Odontotermitinæ ».

Les Termites appartenant à cette lignée n'ont jamais été vus, à l'air libre, récoltant du bois ou toute autre matière cellulosique. Ils travaillent toujours soit dans le bois, soit sous le couvert d'un tube ou d'un placard en terre et, en cela, ressemblent à la plupart des Métatermites des autres lignées.

Odontotermes erraticus, si répandu dans l'Aïr et dont il a été question à plusieurs reprises dans les pages qui précèdent, pousse très loin la construction de la périécie. Il maçonne en terre de vastes placards, épais et robustes, qui comprennent des galeries courant côte à côte, des chambres séparées par des cloisons et communiquant les unes avec les autres par des ouvertures de tailles variées. *Odontotermes erraticus* emprisonne dans d'énormes tubes de terre les rameaux ou les chaumes de graminées qu'il va ronger. Le diamètre de ces tubes n'est pas en rapport avec les dimensions de la plante ; la figure 29 donne une idée exacte de la disproportion. Infatigable transporteur de terre, le Termite subdésertique étend sa périécie jusqu'au sommet des Palmiers de Thébaïde, ornement des paysages de l'Aïr, et la largeur de ses placards dépasse souvent 0m,30 et même 0m,40, avec une épaisseur atteignant jusqu'à 3 et 4 centimètres. Des touffes de Graminées, des jeunes Palmiers sont souvent presque entièrement recouverts par la terre qu'apportent les Termites. Les dégâts ne sont pas en proportion avec le luxe de la maçonnerie. Sous les placards et dans les tubes, on est surpris de trouver *très souvent* des organes végétaux intacts. L'*Odontotermes erraticus* construit beaucoup plus que ne l'exigent ses besoins alimentaires. Nous retrouvons là le travail excessif accompli par beaucoup d'espèces, et on peut parler à son propos d'*activité vide*.

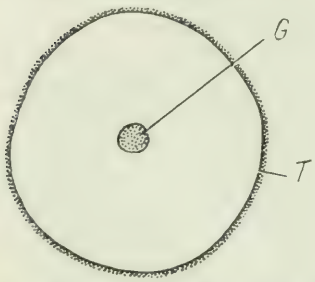


Fig. 29. — Coupe d'un tube de terre (*T*) d'*Odontotermes* (*Cyclotermes*) *erraticus* enveloppant un chaume de Graminées (*G*).

Odontotermes erraticus mange les écorces, dont il se borne souvent à « brouter » la surface. Il ne dédaigne pas les écorces vertes de jeunes Gommiers, les feuilles de Palmiers, les chaumes de Graminées. Il mange aussi des étoffes en coton, comme j'ai pu en faire l'expérience aux dépens

(1) Rappelons (Grassé, 1940) que les ouvriers de *Bellicositermes natalensis*, surmontant leur lucifugie, travaillent au grand jour auprès de leur reine retirée de sa cellule. Escherich (1911), nous l'avons déjà dit, a vu maçonner en plein jour les *Odontotermes redemanni* et *O. obscuriceps*.

de mes bagages. Il est enfin xylophage et consomme en quantité le bois mort. Mais sa polyphagie va plus loin : toute matière contenant de la cellulose lui est bonne. Les excréments d'herbivores sont exploités par lui avec tant de zèle qu'il n'est pas exagéré de dire que, dans le Sud de l'Aïr, pas un crottin d'Ane, pas une bouse de Zébu ne lui échappe (1).

Si l'on examine de près les aliments attaqués par *Odontotermes erraticus*, on fait une constatation qui, à notre connaissance, n'a jusqu'ici donné lieu à aucune remarque. Au fur et à mesure que l'Insecte ronge le bois, il comble avec de la terre, en partie ou en totalité, les cavités qu'il vient de creuser. Il m'est arrivé de ramasser à même le sol une branche morte que ne recouvrait aucun placard en mortier. Mais l'*Odontotermes* l'avait attaquée par la face qui reposait sur le sol, et complètement évidée par endroits ne respectant que l'écorce : les galeries creusées dans la branche étaient tapissées de sable agglutiné par de la salive, et, dans les portions très minées, le bois était remplacé par de la terre dans laquelle l'Insecte avait creusé ou réservé des galeries. Voici comment nous comprenons le travail du Termite. Partant du nid, il porte dans la bouche une boulette de terre malaxée et l'utilise soit à la construction des placards et tubes faisant partie de la périécie, soit au remplissage des cavités. Au retour, il est chargé de débris végétaux, qu'il garde entre les mandibules ou qu'il avale. Les premiers seront utilisés à la construction des meules à champignons ; les autres seront soit conservés dans le tube digestif et sustenteront l'ouvrier, soit régurgités et donnés à la béquée aux larves et aux soldats.

Fig. 30. — Crottin d'âne à demi mangé et auquel *Odontotermes* (*Cyclotermes*) *erraticus* a substitué partiellement de la terre. — *Cr*, crottin ; *Te*, terre.

La curieuse habitude de remplacer l'aliment prélevé par une masse égale de terre atteint sa perfection lorsque l'*Odontotermes erraticus* mange un crottin ou une bouse. L'excrément est attaqué par-dessous (fig. 30) et miné de l'intérieur ; mais, au fur et à mesure qu'il le ronge, le Termite substitue la terre aux excréments, et la substitution est faite avec tant d'exactitude que, lorsque la matière alimentaire est entièrement consommée, crottin et bouse sont remplacés par une masse de terre reproduisant fidèlement leur forme primitive. L'*Odontotermes* pousse l'attaque jusqu'à la surface de l'excrément, qui, alors, est consommé en totalité.

La masse de terre qui remplace le crottin ou la bouse est creusée de cellules et de galeries qui communiquent avec le réseau souterrain condui-

(1) Warren (1909), en Afrique australe, a observé *Cyclotermes lateritius* travaillant sous des bouses de Vache encore humides, et Sjostedt (1900) a trouvé *O. stercorivorus* sous des fientes d'Éléphant.

sant à la termitière. La périécie s'étend donc à l'intérieur même de ce qui fut un aliment.

Comme nous le disions dans les pages précédentes, l'habitude d'emplir les cavités qu'il vient d'ouvrir n'est point propre à l'*Odontotermes erraticus*, mais y atteint une plus grande ampleur que dans toute autre espèce. Les *Bellicositermes*, *Pseudacanthotermes*, *Acanthotermes*, *Ancistrotermes*... l'ont aussi et revêtent de terre, de préférence d'argile, les galeries qu'ils creusent dans le bois, y aménageant parfois des couloirs et des loges. Cette habitude semble exister chez des Métatermites appartenant à d'autres lignées, mais nous l'y avons étudiée avec moins de soin. Elle rappelle celle qu'ont les Mésotermites (*Reticulitermes*, *Coptotermes*...) édifiant avec leurs fientes des cloisons, des alvéoles à l'intérieur des cavités qu'ils ont creusées dans une poutre, une branche ou un tronc... Quelquefois, nous avons trouvé dans les nids naturels de *Calotermes* de petites cloisons faites d'excréments et de petits morceaux de bois, cloisons découpant en chambrettes une cavité plus vaste.

La tendance au remplissage des grands espaces de l'endocéie et de la périécie est un des caractères les plus marquants du comportement des Termites.

* * *

Il résulte de nos observations que les *ouvriers* des *Macrotermitinæ* ont un régime alimentaire varié : bois mort altéré ou sain, organes végétaux vivants (Grassé, 1937), feuilles sèches, chaumes de Graminées, excréments d'herbivores et toute matière contenant de la cellulose.

La question de savoir comment ils digèrent cette substance reste sans réponse. Un fait est certain, c'est que la cellulose *non modifiée* (bois sain, papier, textiles) entre dans leur régime. Or, les Métatermites n'hébergent, dans leur intestin, aucun Flagellé symbiotique xylophage ; nous ignorons si la cellulose est transformée en un glucide assimilable par une diastase intestinale ou par l'intermédiaire de Bactéries vivant dans le tube digestif.

Mais, si le bois et la cellulose constituent les aliments bruts des *Macrotermitinæ*, comme d'ailleurs de tous ou presque tous les Termites (1), il est d'autres aliments plus ou moins élaborés qui entrent dans l'alimentation des ouvriers, des soldats, des sexués et du couvain.

La « culture » des champignons apporte-t-elle un nouvel aliment à la termitière ? Dans un travail antérieur (1937), nous nous sommes déjà expliqué à son sujet, mais de nouvelles recherches nous permettent de préciser bien des points demeurés obscurs.

II. — Les meules à champignons.

Tous les *Macrotermitinæ* connus jusqu'ici confectionnent des meules à champignons qui, par leur forme et leur texture particulières, sont caractéristiques de chaque genre et peut-être même de chaque espèce.

(1) Nous sommes encore bien mal renseignés sur l'alimentation des *Cubitermes*, *Anoplotermes*..., qui mangent surtout l'*humus* et le bois pourri.

Comme BATHELLIER (1927) et nous-même (1937) l'avons montré, les meules, édifiées par les ouvriers, se composent d'une infinité de boulettes de bois mâché accolées les unes aux autres. Leur structure rappelle, quant à l'aspect, un calcaire oolithique, chaque boulette correspondant à une oolithe.

L'ouvrier mastique longtemps le bois qu'il destine aux meules, le réduisant en une pâte consistante dans laquelle les éléments demeurent histologiquement reconnaissables au microscope. Roulant cette pâte entre ses pièces buccales, il lui imprime une forme sphérique à peu près parfaite, qui diffère du boudin d'argile que le Termite dégorge quand il maçonne.

Tous les *Macrotermitinæ* utilisent la même technique ; mais, selon les genres, les boulettes sont plus ou moins grosses, plus ou moins adhérentes les unes aux autres. Naturellement, l'aspect grenu varie avec le degré d'accolement des sphérules.

Il nous paraît inutile de revenir sur l'opinion ancienne qui voyait dans les meules un amas d'excréments et les comparait aux tas de fumier sur lesquels poussent les Champignons de couche. Les excréments des *Macrotermitinæ* sont semi-liquides, s'étalent dès leur émission et n'ont pas la composition des boulettes de bois.

Les meules des *Pseudacanthotermes*, ainsi qu'il a été dit (p. 118), ont un aspect massif et homogène qui les différencient notablement de toutes les autres, sauf toutefois de celles des *Acanthotermes*, qu'elles dépassent en taille (7 à 8 cm. de long sur 5 à 6 cm. de haut) (fig. 12).

Les meules de l'*Acanthotermes acanthothorax* présentent, comme les précédentes, un aspect massif ; elles ont pour dimensions moyennes : 35 mm. × 31 mm. × 21 mm., avec des variations en plus ou en moins. Leur surface, peu tourmentée, est percée çà et là de quelques orifices irréguliers (fig. 9, Pl. V). Elle n'est creusée ni de vallées ni d'alvéoles. A l'œil nu, les boulettes se distinguent mal ; vues sous la loupe binoculaire, elles apparaissent prises plus ou moins dans une pâte homogène. La meule présente parfois une incisure profonde correspondant à une cloison de la cellule qui la contenait ou à un accident de celle-ci. A côté de ce type, il s'en trouve un deuxième peu épais, plat ou surélevé en coupole régulière. Les nombreux orifices qui traversent la meule s'évasent sur la face externe ou supérieure et lui donnent un aspect alvéolaire, tandis qu'ils sont rétrécis et à bords très nets sur la face interne ou inférieure. Quelquefois, le relief s'accuse avec vallées et plis profonds, et certaines faces ressemblent vaguement à une morille. La meule apparaît comme une feuille épaisse ($3^{mm},5$), repliée plusieurs fois et irrégulièrement sur elle-même. Les meules des deux types ont la même teinte bistre plus ou moins clair ; à leur surface, on voit à la loupe de nombreuses taches rougeâtres qui sont des chiures étalées.

Les meules des *Bellicositermes* sont remarquables par leur relief accidenté : vallées contournées ou mieux fentes profondes traversant la meule dans toute son épaisseur, puits étroits ou larges (Pl. VI, fig. 13). Les fortes cloisons séparant deux vallées successives sont percées de petits orifices ou couloirs

appropriés à la taille des ouvriers (Voir Grassé, 1937). Les meules que nous avons recueillies en de nombreuses localités de l'Afrique occidentale française ont toutes la même teinte beige clair. Les « oolithes » s'y reconnaissent sans peine et sont engagées dans une pâte homogène ; par leurs dimensions, elles correspondent bien à la bouche des ouvriers qui les ont modelées. Les meules des *Bellicositermes* varient beaucoup de taille ; les unes mesurent une trentaine de centimètres de long, sur 10 ou 12 centimètres de large et 7 ou 8 centimètres de haut. Mais ces dimensions sont parmi les plus grandes ; d'ordinaire, la meule est plus petite ; dans les habitacles, même les plus spacieux, on recueille toujours de minuscules meules qui ont la même texture que les grandes. Elles remplissent de petits alvéoles. Les meules, telles que nous venons de les décrire, sont celles qui s'empilent sur plusieurs étages dans l'habitacle d'un nid épigé. Elles sont au nombre de plusieurs dizaines et dépassent parfois largement la centaine. Mais dans le nid encore hypogé (Voir Pl. VIII, fig. 16 et 17), la meule, quasiment unique, forme un tout cohérent. Les lames, cloisons et colonnettes d'argile la traversent, passent dans ses vallées, ses puits... Cette meule énorme remplit en grande partie l'habitacle. Quelques petites meules ont été trouvées indépendantes d'elle. En conclusion, la meule est unique dans les jeunes termitières et se morcelle dans les colonies plus âgées (1).

Les meules des *Macrotermes* africains nous sont encore inconnues : celles du *Macrotermes gilvus* d'Indochine ont un aspect alvéolaire (Pl. VI, fig. 12), une forme assez massive et des faces plus ou moins planes, percées d'orifices presque circulaires larges de 2 à 3 millimètres qui, parfois, confluent. Dans son épaisseur, la meule est creusée d'un système de couloirs plus ou moins compliqués. Les boulettes qui la composent se voient nettement.

Les meules des Termites du genre *Odontotermes* paraissent appartenir à divers types qui correspondent peut-être aux sous-genres délimités par les systématiciens à l'intérieur de ce genre.

Les meules de l'*Odontotermes sudanensis* (Pl. IV, fig. 8) sont grossièrement oviformes ou globuleuses, avec un pôle tronqué sur lequel elles reposent. Leurs dimensions moyennes sont de 10 à 12 centimètres de haut sur 11 à 13 de plus grand diamètre horizontal. En surface, elles sont creusées de fentes ou orifices irréguliers, larges de $1^{mm},5$ à 3 millimètres, qui s'enfoncent vers la profondeur. La meule paraît faite de lames superposées, plus ou moins gaufrées, gondolées et liées les unes aux autres par des cloisons verticales d'épaisseur variable. Les lames mesurent de $1^{mm},5$ à $1^{mm},75$ d'épaisseur. Entre les lames et les cloisons, s'étendent des espaces (4 à 5 cm^2) qui réalisent des chambres à plafond très bas, limitées latéralement par des cloisons. A sa base, la meule a une structure alvéolaire irrégulière ; le « feuilleté » s'organise dans les parties supérieures. On a l'impression que les grandes meules ont été faites à plusieurs reprises,

(1) On constate chez les autres *Macrotermitinæ* quelques menues différences entre les meules des jeunes nids et des nids adultes (cf. Kemner, 1934, pour *Macrotermes gilvus*).

au moins deux ou trois, la première construction étant recouverte par la seconde, qui l'est, à son tour, par la troisième. La meule desséchée se brise précisément au niveau des soudures unissant les constructions successives. L'aspect de la meule est grenu ; les boulettes mesurant 0mm,8 de diamètre sont serrées les unes contre les autres sans qu'il y ait entre elles une pâte de liaison. La teinte générale est le beige ou le chamois grisâtre.

Nous avons décrit (1937) comme il suit les meules de *Protermes* (*Termes*) *minutus*. « Elles ont la forme d'une calotte à paroi épaisse qui, au lieu d'être creusée de trous irréguliers, de vallées sinueuses, est percée de couloirs orientés normalement à la surface et traversant la paroi de part en part. Ces couloirs sont si nombreux que la meule prend l'aspect d'un rayon d'Abeille. » Ainsi que nous le notions, une des originalités du *Protermes* est de construire dans la même chambre deux meules : l'une coiffant l'autre ; nous pouvons ajouter que, parfois, ce n'est pas deux mais bien trois meules superposées et emboîtées les unes dans les autres que l'on trouve dans certaines chambres. Toutes ces meules sont également productrices de mycotêtes. Leurs dimensions varient entre 25 millimètres et 120 millimètres de diamètre et entre 10 millimètres et 22 millimètres d'épaisseur. Une grande termitière en renferme quelques centaines.

Avec les genres *Ancistrotermes* et *Microtermes*, on passe aux meules très grenues, à aspect de roche oolithique. Les boulettes de bois mâché sont parfaitement sphériques et souvent simplement accolées les unes aux autres, sans que l'ouvrier ait pris le soin d'exercer une forte pression en les juxtaposant ou de les lier par une pâte plus liquide, plus riche en salive. Les meules d'*Ancistrotermes* ont un relief tourmenté, cérébriforme avec vallées plus ou moins courbes et peu profondes et couloirs courant dans l'épaisseur (fig. 3, Pl. II, *A. crucifer* — fig. 6, 7 et 8, Pl. I, 1937, *A. cavithorax*). Fréquemment, la base a une teinte gris cendré foncé (velours plus épais ? voir page suivante).

Les meules de *Microtermes* (fig. 4, Pl. II) tendent à devenir hémisphériques ou subsphériques ; dans certaines, les boulettes adhèrent si légèrement les unes aux autres qu'on les égrène sans difficulté. Des différences assez importantes existent dans la forme générale. Il est possible que chaque espèce de *Microtermes* imprime à son œuvre un cachet particulier ; mais la spécification dans ce genre est encore si incertaine qu'on ne peut l'affirmer.

La meule telle que je l'ai décrite chez *Microtermes subhyalinus*, avec son socle brun et sa forme sphérique, est réellement caractéristique (fig. 9 à 13, Pl. I, 1937). Dans une autre espèce que nous rapportons, non sans quelque doute, à *M. vadschaggæ* var. *dubius*, les meules ne sont pas du tout hémisphériques mais irrégulières, creusées de longues et profondes fentes et composées de petites oolithes (fig. 7, Pl. IV). La face inférieure de la meule est brunâtre et rappelle le socle des meules de *M. subhyalinus*. Cette meule à longues fentes ressemble à celle de *M. globicola* de Ceylan (fig. 7 de Escherich, 1909).

III. — Les Champignons des meules.

Pour l'intelligence de ce qui va suivre, je rappellerai quelques faits essentiels.

Les meules de bois mâché constituent un milieu éminemment favorable au développement de certains Champignons dont les mycéliums prospèrent côte à côte : 1° dans l'épaisseur même de la meule ; 2° à sa surface, formant un feutrage mince et translucide : velours (Grassé, 1937).

Certains de ces Champignons, les *Xylaria* (Ascomycètes), bien que n'étant pas inféodés aux seules termitières, se trouvent dans toutes les meules, mais ne fructifient pas aussi longtemps que la meule demeure en place dans le nid. D'autres au contraire, les *Termitomyces* (Basidiomycètes), sont exclusivement termitophiles (R. Heim, 1940-1942) et donnent sur la meule, dans ses replis et ses vallées, les *mycotêtes*, sphérules ou minuscules figues d'un blanc pur, constituées par un faisceau de filaments ou hyphes conidiophores émanant du velours mycélien. Les *Termitomyces*, sous certaines conditions (saison des pluies, âge de la meule ?), se reproduisent sexuellement : la mycotête s'allonge et se transforme en un cordon ou *pseudorhize* qui progresse dans la terre et dans la muraille de la termitière jusqu'à ce qu'elle ait atteint l'extérieur : alors, à son sommet, s'épanouit un chapeau parfait ou *carpophore*. Les *Termitomyces* s'apparentent aux Agarics.

Des meules de *Microtermes* et d'*Ancistrotermes* s'élèvent souvent de nombreuses tigelles blanchâtres qui pénètrent quelque peu dans la terre environnante ou s'appliquent contre la paroi et auxquelles j'ai donné le nom de *mycostèles*. Je ne pense pas qu'elles s'homologuent à la pseudorhize productrice du carpophore. Ne les ayant observées que chez les *Microtermes* et les *Ancistrotermes*, je me demande si elles n'appartiennent pas à un Champignon propre aux meules de ces Termites.

La partie botanique du problème sera laissée de côté ; elle n'est pas de notre compétence et a été admirablement traitée par Roger Heim. Nous nous occuperons exclusivement des rapports existant entre les Champignons et les Termites. Bien que nous les ayons étudiés dans notre mémoire de 1937, nous y reviendrons ici, car des recherches complémentaires nous ont révélé des faits nouveaux.

Nous tenons pour acquis que la meule n'est pas une culture mycélienne pure. On peut donc se demander pour quels motifs seuls les *Termitomyces* donnent des mycotêtes dans la termitière. Le développement de tout Champignon n'appartenant pas à ce genre « termitophile » serait arrêté par les Termites eux-mêmes (Petch, 1906, 1913), qui procéderaient à l'éradication de tout mycélium étranger aux mycotêtes.

Nous avons essayé de vérifier le bien fondé de cette hypothèse. Nos observations ne nous ont rien révélé permettant d'attribuer une part active quelconque aux Termites dans l'arrêt du développement des *Xylaria* ou autres genres. Jamais sur une meule saine, nous n'avons vu en surface

une formation ascosporifère ou conidiogène appartenant à un Champignon non termitophile. *Les Termites n'ont pas à intervenir, car les seuls mycéliums foisonnant en surface sont ceux des Termitomyces, uniques producteurs de mycotêtes.*

L'arrêt du développement des *Xylaria* et autres saprophytes reconnait probablement diverses causes non directement liées aux Termites : 1° microclimat de la termitière ; 2° constitution chimique du milieu ; 3° action empêchante et stérilisante des *Termitomyces* à l'égard des autres Champignons (sécrétion d'une substance antibiotique).

Voici une expérience fort simple qui montre la non-intervention des Termites.

Deux meules de *Protermes minutus* sont déposées dans une grande boîte de Petri en même temps que plusieurs centaines d'ouvriers et de larves et que des fragments de bois. L'humidité dans la boîte est très élevée, et les *Xylaria* donnent rapidement hors des meules des filaments dressés hauts de 5 à 6 millimètres. Les ouvriers qui sont restés en bonne santé ni ne les rongent, ni ne les mangent. Sans doute pourra-t-on objecter que les Insectes placés dans des conditions anormales ont un comportement déréglé. Chaque fois que l'on aboutit à des résultats négatifs, des objections de cet ordre peuvent être élevées.

Nous avons trouvé dans des nids abandonnés ou dans des parties de nids délaissées (*Cyclotermes erraticus* de l'Aïr, *Pseudacanthotermes*, etc.) des meules envahies par des moisissures vertes, blanchâtres ou bleuâtres. Le développement de ces moisissures paraissait imputable plus aux conditions de milieu (excès d'humidité ?) qu'à l'absence de Termites. La sécheresse amène la mort des Champignons (meules stériles) ; le milieu impropre à la culture mycélienne l'est aussi aux Termites, dont les besoins en eau sont très stricts.

Les mycotêtes sont consommées par les Termites, mais, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, ne constituent, du fait même de leur faible masse, qu'un aliment accessoire ou adjuvant. Offertes seules à des ouvriers et larves de *Bellicositermes*, enfermés dans une boîte de Petri, elles sont mangées en peu de temps.

Ayant étudié avec soin la structure des mycotêtes, je me suis trouvé en mesure d'en reconnaître les parties qui pourraient se trouver dans le tube digestif des Termites. Je rappelle qu'une première série de recherches portant avant tout sur des larves de *Protermes minutus* m'avait donné des résultats négatifs. Une deuxième enquête, plus étendue, m'a conduit à modifier mes conclusions antérieures.

LA SUITE DE CE MÉMOIRE SERA PUBLIÉE DANS LE PROCHAIN VOLUME DES *Annales des Sciences naturelles.*

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. *Protermes minutus*. Chambre à meules. (Danané, Côte d'Ivoire.)
Fig. 2. *P. minutus*. Loge royale. (Danané, Côte d'Ivoire.) Fig. 1 et 2 réduction de moitié.

PLANCHE II

Fig. 3. — *Ancistrotermes crucifer*. Meule en place dans un fragment du nid. Légèrement réduite.
Fig. 4. — Meule de *Microtermes hollandei* en place dans un fragment du nid. Un peu grossie.

PLANCHE III

Fig. 5. *Protermes minutus*. Nid ouvert avec chambres vidées de leur contenu ou avec leurs meules.
Fig. 6. *Protermes minutus*. Deux des « cheminées » montrant leurs ouvertures. (Toulépleu, Côte d'Ivoire.)

PLANCHE IV

Fig. 7. — Meule de *Microtermes vadschaggæ*, var. *dubius*. Longueur réelle 28 millimètres.
Fig. 8. — Meule d'*Odontotermes sudanensis* var. *acutidens*. (Kouibli, Côte d'Ivoire.) Réduite d'un tiers.

PLANCHE V

Fig. 9. *Acanthotermes acanthothorax*. Fragment d'habitacle, avec meule et amas de sciure de bois. Grandeur naturelle.
Fig. 10. — *A. acanthothorax*. Fragment d'habitacle avec cellule royale. (Danané, Côte d'Ivoire.)
Fig. 11. Fragment d'une « rampe » ajourée, prise dans l'habitacle d'un grand nid de *Bellicositermes natalensis*. (Man, Côte d'Ivoire.) Fig. 10 et 11 légèrement réduites.

PLANCHE VI

Fig. 12. — Meule de *Macrotermes gilvus*. (Saïgon, Indochine.) Légèrement grossie.
Fig. 13. Meule de *Bellicositermes natalensis*. (Odienné, Côte d'Ivoire.) Réduite d'un quart.

PLANCHE VII

Fig. 14. Nid en dôme de *B. natalensis* de la région de May ya Moto, Congo belge. (Photographie de Witte.)
Fig. 15. Nid de *B. natalensis* commençant à sortir de terre. (Danané, Côte d'Ivoire.)

PLANCHE VIII

Fig. 16. — Habitacle d'un nid souterrain de *B. natalensis* (Danané, Côte d'Ivoire.)
Fig. 17. — L'habitacle et l'endoécie du nid de la figure 15, pl. VII.

PLANCHE IX

Fig. 18. — *Bellicositermes natalensis*. Habitacle d'un vieux nid avec ses piliers.
Fig. 19. — Le même photographié de plus près. (Odienné, Côte d'Ivoire).

PLANCHE X

Fig. 20. — *Bellicositermes natalensis*. Habitacle d'un très vieux nid et ses piliers (Odienné, Côte d'Ivoire).
Fig. 21. — Les piliers, pour la plupart, ne sont plus en rapport avec le sol de la « cave » (Odienné, Côte d'Ivoire.)

Fig. 1.

Fig. 2.

Termites champignonnistes

Masson et Cie

Fig. 5.

Fig. 6.

Termites champignonnistes

Masson et Cie

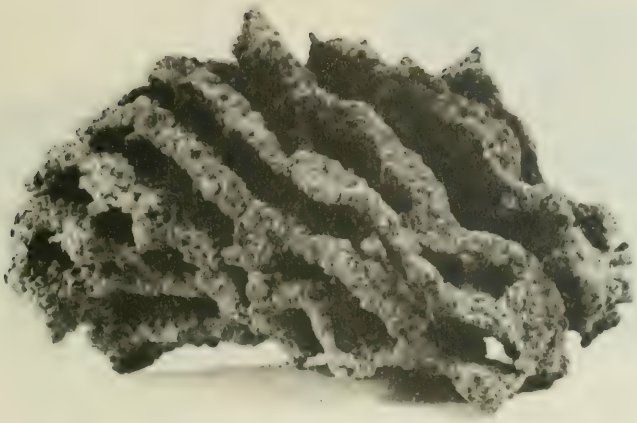


Fig. 7.

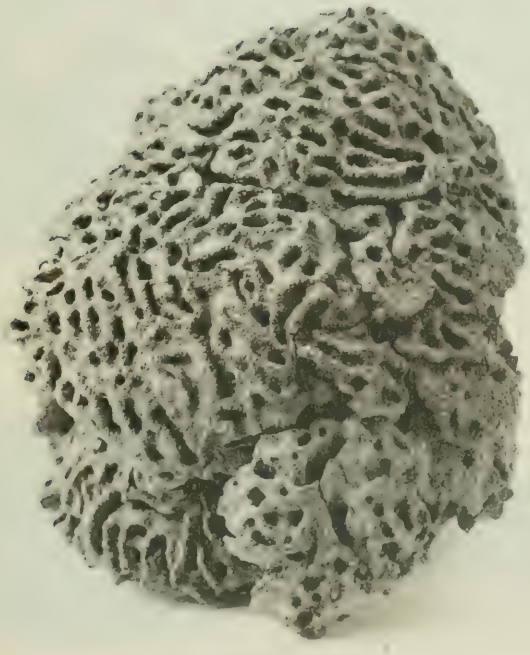


Fig. 8.

Termites champignonnistes

MASSON ET Cie

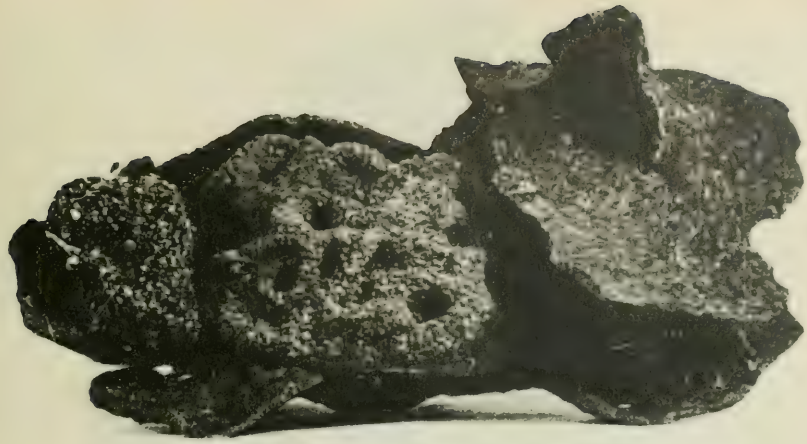


Fig. 9.

Fig. 10.

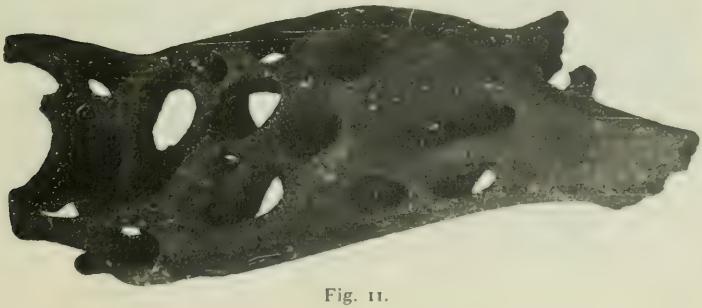


Fig. 11.

Termites champignonnistes

Masson et Cie

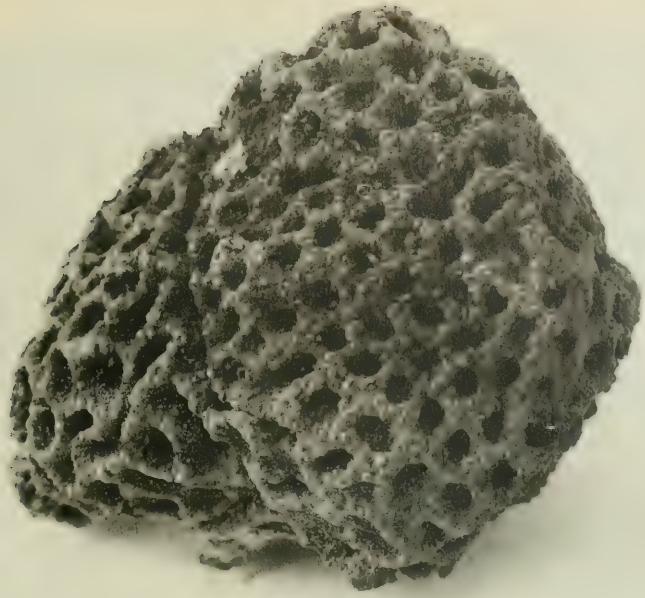


Fig. 12.

Fig. 13.

Termites champignonnistes

Masson et Cie

Fig. 14.

Fig. 15.

Termites champignonnistes

MASSON ET Cie

Fig. 16.

Fig. 17.

Termites champignonnistes

Masson et Cie

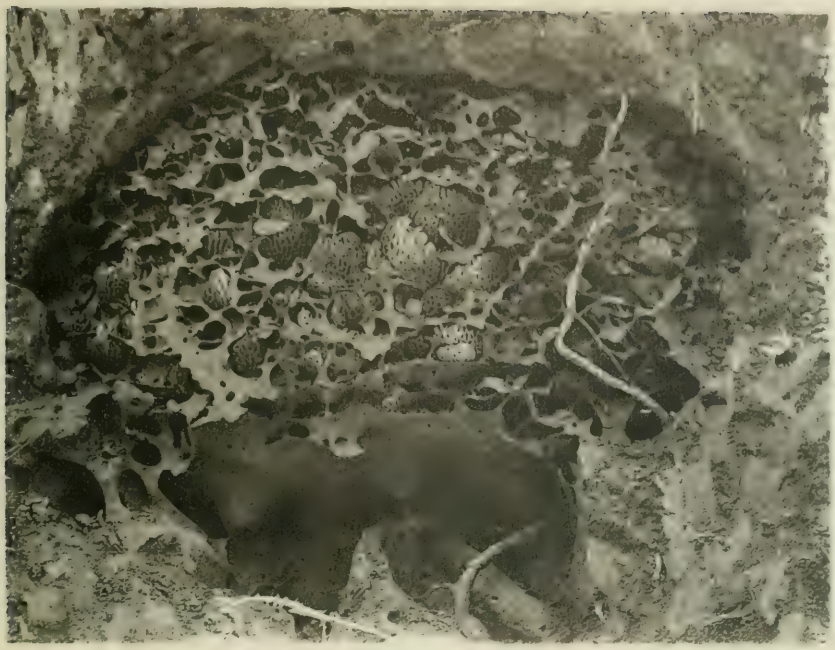


Fig. 18.

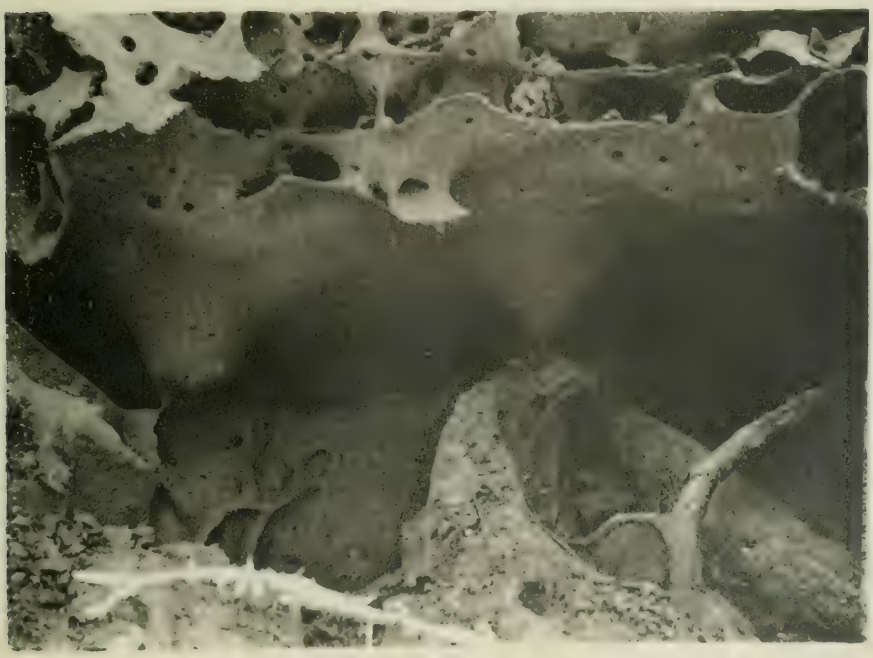


Fig. 19.

Termites champignonnistes

MASSON ET Cie

Fig. 20.

Fig. 21

Termites champignonnistes

Masson et Cie

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME VI

Eugène-Louis Bouvier (1856-1944), par Louis Fage 1

Morphogenèse de quelques os craniens chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo irideus* Gibb.), par Ch. Devillers 25

La variabilité du plumage nuptial mâle du Gobe-mouches noir (*Muscicapa hypoleuca* Pallas). Recherche de ses causes, par Noël Mayaud. 33

Un Crapaud vivipare d'Afrique Occidentale. *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, par F. Angel et M. Lamotte 63

Les Flagellés du *Coptotermes Sjöstedti Silvestri* (3e note préliminaire), par Pierre-P. Grassé et André Hollande 91

Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitræ*), par Pierre-P. Grassé 97

Imp. CRÉTÉ, Corbeil (S.-et-O.).
747-1-46. — C. O. L. 31-1631
Dépôt légal, 1er trimestre 1946.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ET

BIOLOGIE ANIMALE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ET BIOLOGIE ANIMALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

P. GRASSÉ et J. MILLOT

TOME VII

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1945

L'ANATOMIE INTERNE DES *RICINULEI* (Arachnides)

Par J. MILLOT

La morphologie externe de ces singuliers Arachnides est connue dans ses traits essentiels depuis le travail classique de Hansen et Sörensen (1904) ; leur anatomie interne, par contre, est restée complètement ignorée. Le fait s'explique aisément par l'extrême rareté apparente de ces animaux, jointe aux grandes difficultés que soulève leur étude. Jusqu'à ces dernières années, il n'avait été capturé qu'un nombre très limité d'individus (1), tous trop précieux pour être mis en pièces, fût-ce au nom de l'anatomie, pour un résultat fort douteux. Il n'y a sans doute pas, en effet, dans tout le règne, d'animaux mieux cuirassés que les *Ricinulei*, et il était à redouter que, chez la plupart des sujets, les organes internes fussent en état de décomposition avancée, la dureté et l'épaisseur remarquables des téguments constituant un obstacle presque infranchissable à la pénétration des liquides conservateurs.

Par une heureuse fortune, M. Lamotte, au cours d'une fructueuse mission dans la région du mont Nimba, — point culminant de notre Afrique Occidentale, se dressant à l'intersection des frontières de la Guinée française, de la Côte d'Ivoire et du Libéria, — a été assez habile pour capturer une quinzaine de *Ricinoides* (*Cryptostemma*) *Feæ* Hansen, dont il a bien voulu me faire don; je ne saurais trop l'en remercier. Grâce à lui, j'ai eu entre les mains, à côté d'une majorité de spécimens inutilisables, quelques sujets de conservation passable qui m'ont permis de reconstituer, non sans mille difficultés, les caractères anatomiques essentiels du groupe.

Les principaux résultats de mes recherches sont exposés ci-dessous (2). Quelques lacunes persistent encore ; il faudra attendre pour les combler de pouvoir disposer d'un matériel frais, ou spécialement fixé sur place, dans des liquides appropriés, des incisions convenables ayant été pratiquées au préalable dans la cuirasse de chitine.

(1) Un lot important de *Ricinoides Sjöstedti* cependant, récoltés en Nigéria quelques années avant la guerre, est conservé au British Museum de Londres. Miss S. Finnegan devait l'étudier anatomiquement, mais, soit que ce projet n'ait pas été mis à exécution, soit pour toute autre raison, aucun résultat n'a été publié. Par ailleurs, d'après des renseignements de source privée que vient de me transmettre le professeur Jeannel, le professeur Bolivar aurait, tout récemment, recueilli au Mexique un grand nombre de *Ricinulei* cavernicoles. Ces faits montrent que la rareté de ces Arachnides est plus apparente que réelle. Nul doute que les progrès des méthodes de chasse ne permettent, dans un proche avenir, des captures beaucoup plus abondantes.

(2) Les données concernant les téguments seront publiées à part.

SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux central des *Ricinulei* est très condensé. Tous les ganglions sont unis dans le prosoma en une dense masse péricœsophagienne d'où naissent les différents nerfs du corps et qu'entoure une forte membrane fibreuse. La fusion est trop accentuée pour qu'il soit possible de reconnaître et de dénombrer les neuromères originels, d'autant plus que l'atrophie de l'appareil circulatoire prive l'observateur du secours si pré-

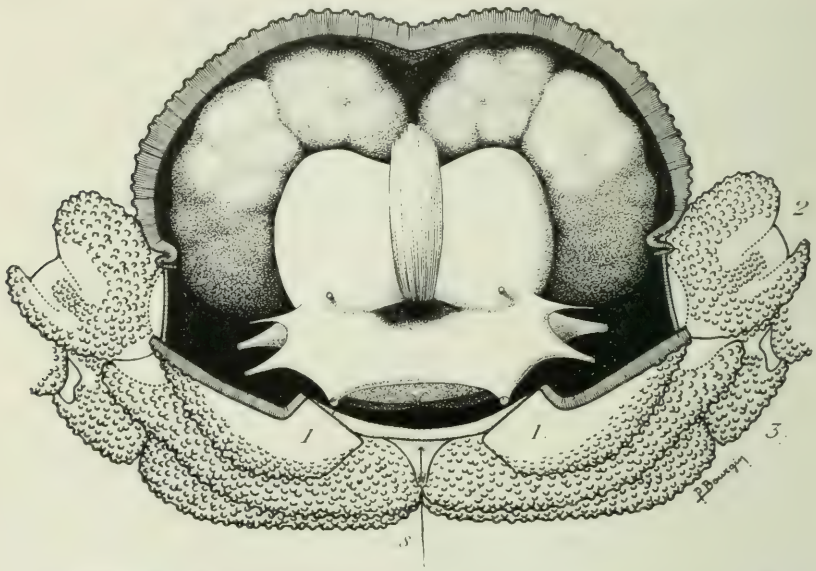


Fig. 1. — Immature. Coupe transversale du prosoma au niveau de la première paire de pattes marcheuses. Au centre, la masse ganglionnaire nerveuse, perforée par le canal œsophagien au-dessus duquel on voit le muscle dilatateur dorsal de la partie postérieure du pharynx. Les diverticules mésentériques entourent et surplombent la masse nerveuse. Les glandes coxales ne sont pas représentées. — *s*, sternum, avec sa soie terminale ; *1*, *2*, *3*, pattes marcheuses. *p* — × 22.

cieux des artères métamériques interganglionnaires, qui, dans d'autres groupes (Aranéides, Amblypyges), facilitent l'analyse du complexe sous-œsophagien. Les repères fournis par les trachées sont insuffisants. Seule est visible, chez les *Ricinulei*, la lobulation secondaire banale, en rapport avec l'innervation des appendices.

La portion sus-œsophagienne du système nerveux est remarquablement développée, fait qui ne peut manquer de surprendre si l'on se souvient que, chez les autres Arachnides, les ganglions cérébroïdes sont essentiellement des centres visuels et que le sens de la vue fait entièrement défaut chez les *Ricinulei*.

La masse nerveuse est, dans son ensemble, beaucoup plus haute que longue, et la portion sous-œsophagienne est plus large que longue —

caractères inhabituels chez les Arachnides. De celle-ci partent les nerfs des appendices ainsi que cinq paires de gros cordons nerveux qui assurent l'innervation de l'abdomen. Les trois paires postérieures restent quelque temps groupées. Elles sont d'abord situées immédiatement au-dessous du tube mésentérique ou des glandes génitales, mais, lorsque ces organes

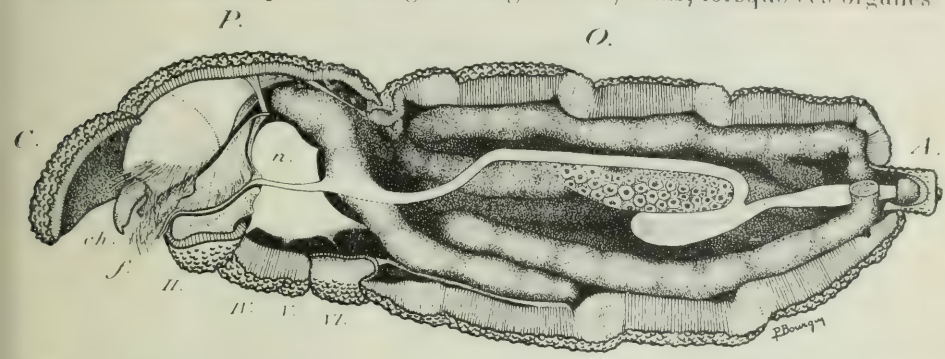


Fig. 2. — ♀ immature. Coupe sagittale médiane du corps. — *C*, cucullus ; *P*, prosoma ; *O*, opisthosoma ; *A*, tubercule anal ; *ch*, chélicères ; *f*, frange de poils labiaux bordant la bouche ; *n*, ganglion sus-œsophagien ; *II*, patte-mâchoire ; *IV*, *V*, *VI*, dernières paires de pattes marcheuses. Dans la partie centrale de l'opisthosoma, l'ovaire jeune partiellement entouré par le tube mésentérique ; au-dessous de lui, la poche rectale. Les diverticules intestinaux sont ombrés en pointillé. Le vaisseau dorsal n'a pas été représenté. ρ — × 10.

remontent dans la moitié dorsale, elles s'en écartent, continuant leur trajet sensiblement horizontal. Elles sont accompagnées, dans tout leur parcours, d'un petit faisceau de trachées (fig. 8).

ORGANES DES SENS

Les *Ricinulei* comptent certainement parmi les Arachnides les moins bien doués au point de vue sensoriel. Ils sont dépourvus d'yeux, dépourvus d'organes lyriformes ou de fentes sensorielles, dépourvus de trichobothries. Tout au plus reçoivent-ils des impressions tactiles par l'intermédiaire des poils annexés à leurs téguments, dont il existe plusieurs catégories (spatulés ou non spatulés), mais qui sont toujours très courts. Je signalerai que certains d'entre eux, quoique par eux-mêmes assez grêles, communiquent avec l'hypoderme par un canal particulièrement large, rempli de protoplasme basophile granuleux.

APPAREIL RESPIRATOIRE

L'appareil est exclusivement constitué par des trachées tubulaires. Il s'ouvre par une seule paire de stigmates, situés sur la face postérieure du prosoma, près de l'angle externe, au-dessus de la partie distale de la der-

nière paire de hanches (fig. 3). Ils sont assez difficiles à repérer et cachés par l'abdomen sur l'animal en attitude normale.

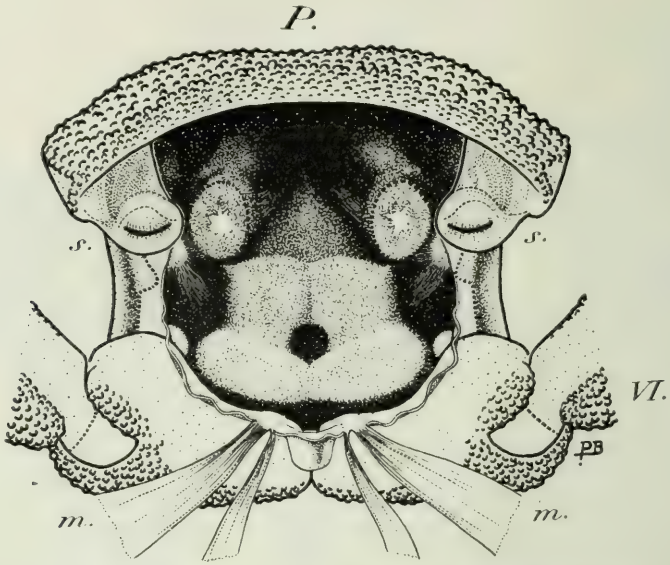


Fig. 3. — Face postérieure du prosoma, après désarticulation de l'opisthosoma. — *P*, prosoma ; *s*, stigmates ; *VI*, dernière paire de pattes ; *m*, muscles ventraux reliant le prosoma à l'opisthosoma. A l'intérieur, en second plan, masse ganglionnaire nerveuse perforée par le canal œsophagien, et diverticules mésentériques prosomiens au-dessous desquels on voit, en raccourci, l'atrium respiratoire et le départ des trachées. ρ — × 18.

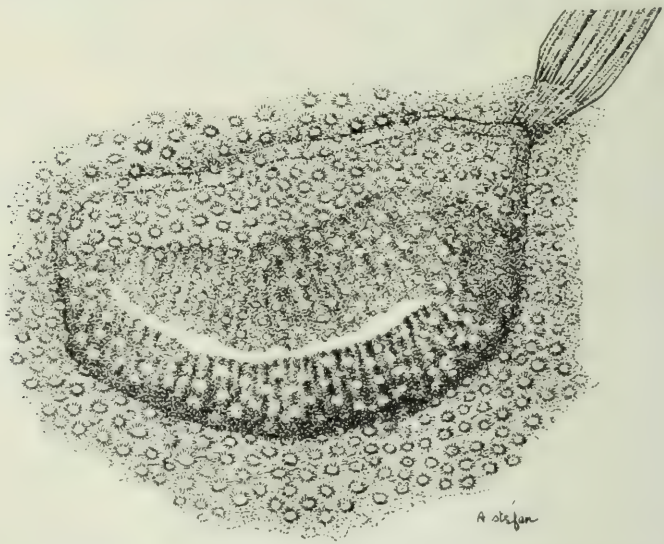


Fig. 4. — Stigmate fortement grossi : vue extérieure. A l'angle supérieur droit, un des muscles réglant l'ouverture.

Le *stigmate* proprement dit est une fente semi-lunaire à concavité supérieure (fig. 4), dont divers faisceaux musculaires règlent l'ouverture.

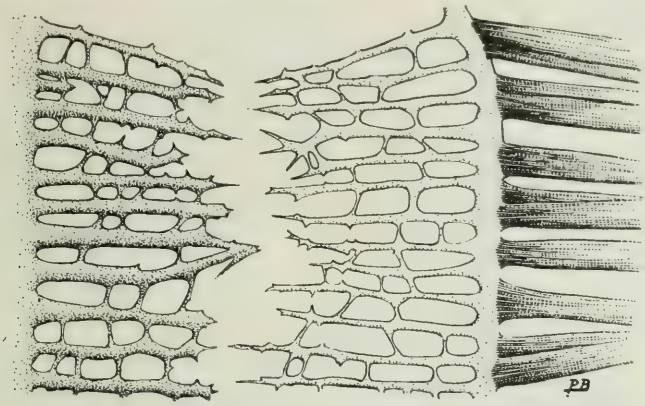


Fig. 5. — ♀ adulte. Coupe histologique d'un stigmate montrant la grille chitineuse obturant l'ouverture. A droite, muscle réglant celle-ci.

Elle est percée dans une membrane chitineuse souple, densément armée de petits tubercules épineux très particuliers. L'orifice est grillagé par

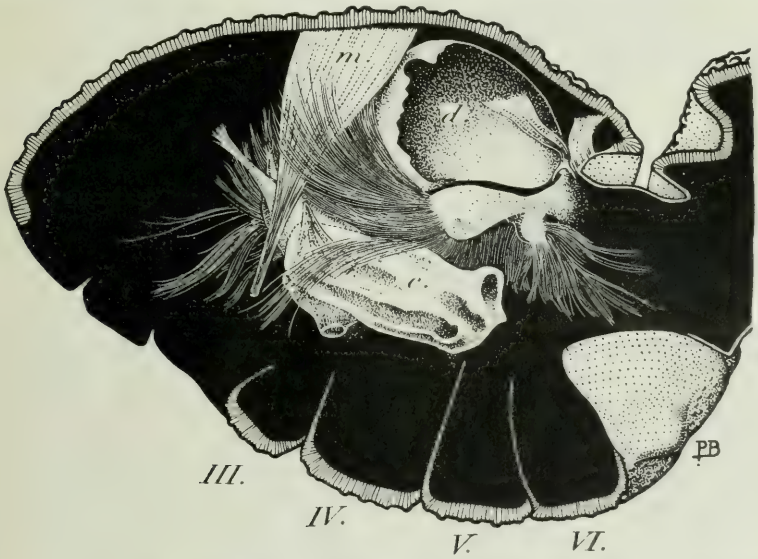


Fig. 6. — ♀ adulte. Coupe longitudinale latérale de l'opisthosoma montrant l'atrium respiratoire et le départ des trachées. — *c*, glande coxale ; *d*, diverticule mésentérique ouvert ; *m*, muscle de la patte-mâchoire ; *III*, *IV*, *V*, *VI*, hanches des pattes marcheuses. ♀ — × 20.

de petits bâtonnets radiaires anastomosés par de fins trabécules de chitine (fig. 5). L'air, ayant pénétré par la fente, va remplir un *atrium*

respiratoire sacciforme chitinisé, semi-rigide, à peu près deux fois plus long que large (fig. 6), dirigé en avant et un peu en dedans, dont la partie basale, déprimée et molle en dedans, a, en coupe, un contour analogue à celui du stigmate en plus grand. Il en naît un dense chevelu de *tubules trachéens*. La plupart d'entre eux sont destinés au céphalothorax : issus de la partie distale du sac (fig. 7), dirigés pour la plupart en avant, en dedans ou en bas, ils forment de véritables nappes qui entourent le système nerveux, les glandes coxales et apportent l'oxygène aux différents organes prosomiens. L'ensemble est d'une exceptionnelle richesse. Les tubules destinés à l'abdomen, moins nombreux, mais plus longs, naissent d'une dilatation infero-interne de la partie basale de l'atrium dirigés en bas et en

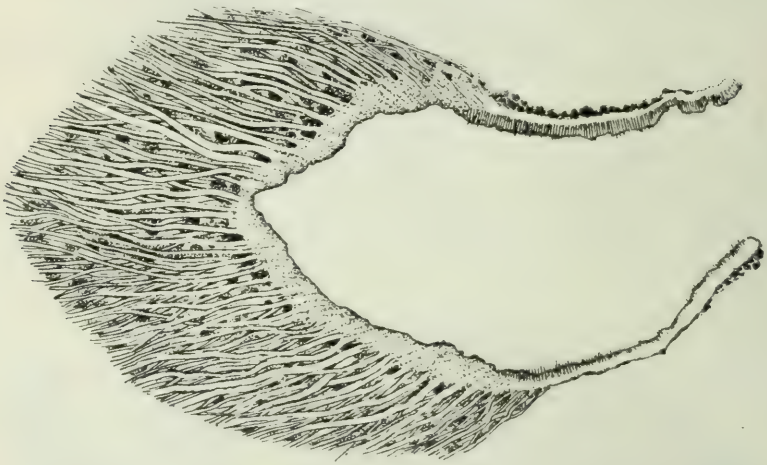


Fig. 7. — Coupe du fond de l'atrium respiratoire montrant le départ des tubules trachéens.

arrière; ils se répandent entre les diverticules digestifs dans les travées interstitielles. Tous sont des conduits microcapillaires longs et flexueux, parfaitement cylindriques, ou tout au moins conservant approximativement le même calibre dans toute leur étendue, les plus gros ayant un diamètre à peine double des plus grêles (fig. 22). Leur intima chitineuse, que revêt une gaine protoplasmique nucléée, ne présente aucun épaississement annulaire ou spiralé. Ils ne se ramifient pas et ne forment jamais d'arborescences. Ils s'opposent, par tous ces caractères, aux trachées des Opilions et plus encore à celles des Solifuges, issues de troncs puissants ramifiés, annelés de chitine, et de calibres très variés.

Le renouvellement de l'air est assuré par l'action de faisceaux musculaires qui tendent ou détendent la paroi dorsale souple et molle de la région basale de l'atrium.

L'appareil respiratoire des *Ricinulei* diffère ainsi notablement de celui des autres Arachnides, tant par la situation des stigmates, exclusivement

céphalothoraciques (1) et dorsaux, que par la disposition et la morphologie des microtubules trachéens.

APPAREIL CIRCULATOIRE

On constate de façon générale, chez les Arachnides, un balancement saisissant, quoique parfaitement logique, entre l'appareil respiratoire et l'appareil circulatoire, ce dernier étant bien développé chez toutes les

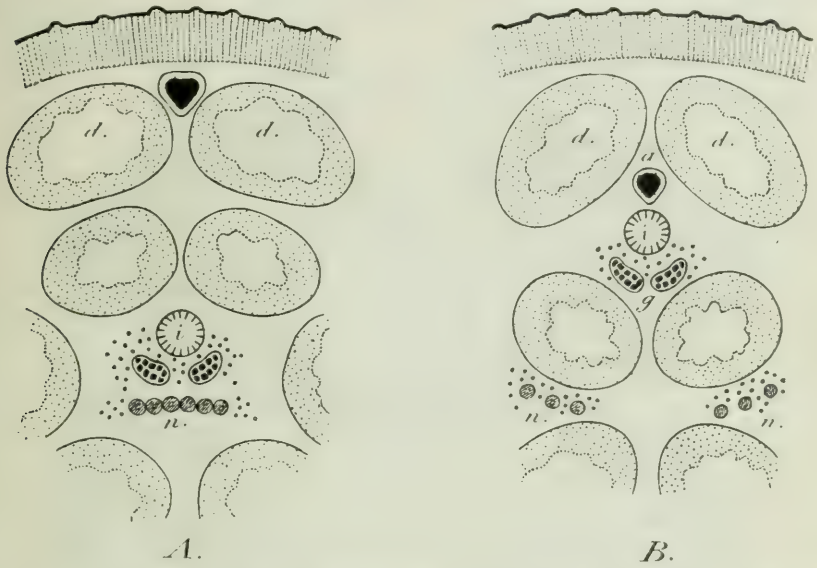


Fig. 8. — Immature. Coupe des organes axiaux de l'opisthosoma montrant les rapports réciproques de ceux-ci. — *A*, dans la partie antérieure de l'opisthosoma ; *B*, immédiatement en avant des muscles dorso-ventraux du XIIe segment ; *d*, diverticules mésentériques ; *i*, tube mésentérique central ; *n*, nerfs de l'opisthosoma ; *a*, aorte postérieure ; *g*, ébauches des glandes génitales.

formes où les organes d'hématose sont localisés (poumons) et, au contraire, atrophié toutes les fois que des trachées tubuleuses vont porter directement l'oxygène aux tissus. Les *Ricinulei* confirment cette règle d'une manière éclatante : l'appareil circulatoire est, chez eux, réduit à un étroit vaisseau dorsal occupant la partie postérieure du prosoma et le quart antérieur de l'abdomen. Sous-tégumentaire dans sa région moyenne, il s'infléchit en avant et en arrière sous les diverticules intestinaux dorsaux médians, au-dessous desquels il se termine après un court trajet. Il est entouré d'un péricarde rudimentaire et ne possède, autant que j'ai pu en juger, qu'une paire de valvules. Il est très comparable au vaisseau dorsal des Opilions ou à celui des Solifuges, semblablement atrophiés (2) et pour les mêmes rai-

(1) Ce caractère ne se retrouve que chez certains Acariens.

(2) Moins atrophiés cependant, puisqu'il existe deux paires de valvules chez les Opilions et jusqu'à huit chez les Solifuges.

sons. Il n'y a d'autres artères qu'une aorte antérieure qui va se perdre sur la face postérieure des ganglions sus-œsophagiens et une aorte postérieure très courte.

APPAREIL DIGESTIF

L'appareil digestif des *Ricinulei* est, dans ses grandes lignes, constitué exactement comme celui des autres Arachnides, mais certains caractères de détail lui donnent une physionomie particulière.

L'*intestin antérieur* chitinisé comprend la bouche, prolongée sans démar-

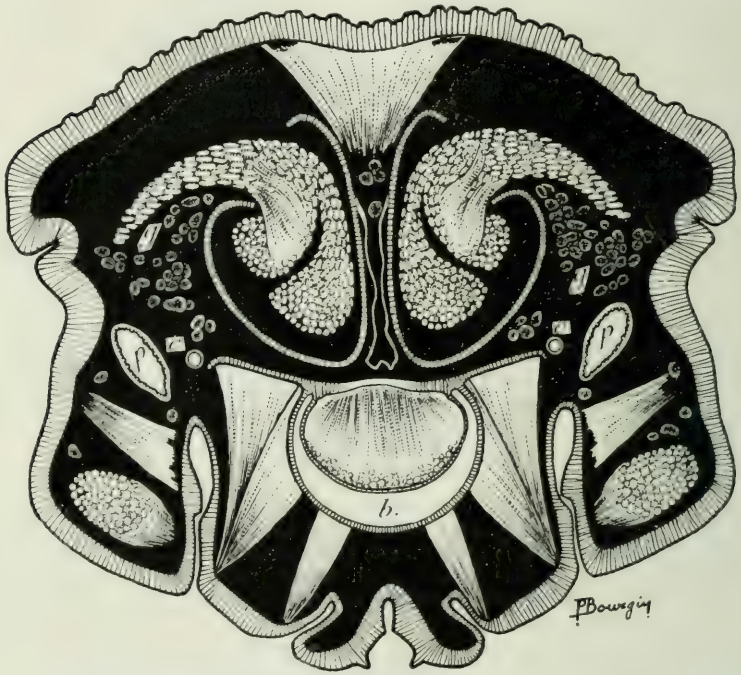


Fig. 9. — ♀ adulte. Coupe transversale du prosoma passant par la bouche *b* ; *p*, coupe de la partie antérieure de la glande coxale (tube pigmenté) ; *g*, glandules prosomiennes avec leur canal *c*. ♀ — × 25.

cation bien précise par le pharynx et l'œsophage. Le plafond buccopharyngien est formé par une lèvre supérieure, ou labre, molle et musclée, bien développée, dont l'extrémité porte une frange de très longs poils recourbés ; le plancher est constitué par la face dorsale des hanches fusionnées, revêtue d'une chitine semi-rigide, armée de fines côtelures et terminée, elle aussi, par une frange de très longs poils. L'ensemble des deux franges forme un filtre puissant qui arrête les particules alimentaires trop volumineuses. Plancher et plafond sont, au repos, étroitement accolés : l'espace buccal est donc virtuel. Mais les nombreux faisceaux musculaires, pour la plupart verticaux, qui remplissent la lèvre supérieure, la

soulèvent lorsque besoin est : aidés de fibres antagonistes, contenues dans les hanches des pattes-mâchoires et capables de déprimer le plancher (fig. 19), ils règlent les dimensions de la cavité buccale et assurent l'aspiration des matériaux alimentaires. Les hanches des pattes-mâchoires renferment plusieurs groupes d'acini glandulaires, les uns situés à la partie terminale de l'article, les autres sur les côtés de la région basale.

Un muscle spécial, bien développé, relie à la paroi céphalo-thoracique dorsale le sommet du labre, qui a la forme d'une ogive. Sur la partie postérieure du pharynx, immédiatement en avant de la masse nerveuse, s'insèrent des muscles dilatateurs : l'un d'entre eux est visible figure 1.

Alors que le pharynx est nettement ascendant, l'œsophage, qui lui fait suite, est sensiblement horizontal. Entouré par le collier nerveux, il est relativement plus large que chez les autres Arachnides, tout en restant assez étroit. A la sortie du collier, il donne insertion à de minces muscles dilatateurs latéraux et dorsaux, puis s'évasant brusquement, perd son revêtement de chitine et se transforme en mesenteron ou *intestin moyen* (1).

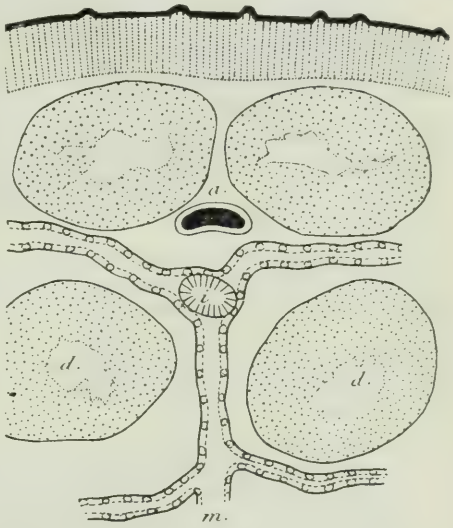


Fig. 10. — Coupe transversale de la partie centrale de l'opisthosoma faite dans la région des muscles dorso-ventraux du XIe segment, montrant l'origine des tubes de Malpighi, *m*, entourant le tube mésentérique *i* ; *a*, extrémité de l'aorte postérieure ; *d*, diverticules mésentériques.

Celui-ci comprend, comme chez les autres Arachnides, un tube plus ou moins axial (intestin proprement dit) et de nombreux diverticules. Dans sa partie initiale prosomienne, le tube mésentérique, largement ouvert en haut et sur les côtés où s'abouchent les diverticules, n'a qu'une existence virtuelle. Il est réduit à sa paroi ventrale. Dans l'abdomen au contraire, le canal intestinal est étroit (2), mais bien différencié. D'abord recouvert de deux couches de diverticules (fig. 8, A), il prend une direction ascendante, s'insinue entre les diverticules situés immédiatement au-dessus de lui et passe dans la partie dorsale de l'abdomen au-dessous de l'extrémité du cœur. Un peu en arrière de la première paire de grands muscles dorso-ventraux (d.-v. XI), il reçoit les troncs collecteurs malpighiens. Ceux-ci sont au nombre de trois, deux dorso-latéraux, sensiblement symétriques, et un ventral. Ils se

(1) Il n'existe donc pas chez les *Ricinulei* de jabot aspirateur post-œsophagien différencié, tel que celui des Aranéides par exemple.

(2) Chez les Opilions, le tube mésentérique est au contraire très large (Cf. KÆSTNER, 1935).

réunissent pour former une gaine autour du tube intestinal (fig. 10). Sur les coupes, on voit très nettement l'intestin contenu dans cette gaine

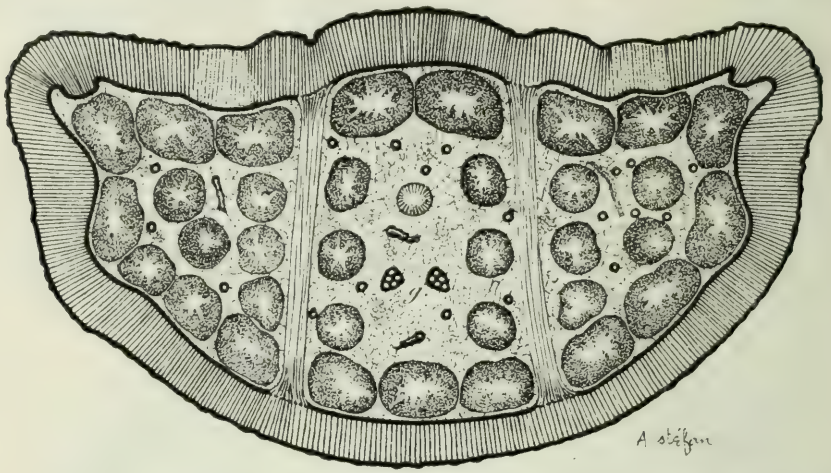


Fig. 11. — Immature. Coupe transversale totale de l'opisthosoma au niveau des muscles dorso-ventraux du XIe segment, montrant les sections des diverticules mésentériques entourées par le tissu interstitiel contenant les tubes de Malpighi. — *g*, ébauches des glandes génitales. ρ — × 22.

disparaître progressivement, de telle sorte que toute la suite du tube peut être considérée comme d'origine malpighienne, bien qu'ayant la même

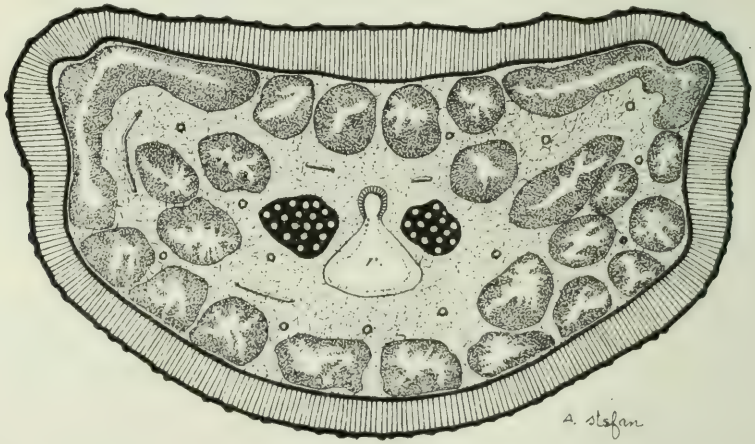


Fig. 12. — Immature plus âgé que le précédent ayant des glandes génitales plus développées. Coupe transversale de l'opisthosoma faite au voisinage des muscles dorso-ventraux du XIIe segment montrant l'abouchement du tube mésentérique dans la poche rectale, *r*. ρ — × 18.

structure que la partie antérieure du tube mésentérique. Une telle disposition n'a pas d'équivalent chez les autres Arachnides.

Le conduit intestinal voit ensuite son calibre se rétrécir, puis s'abouche

dans une poche rectale allongée, proéminant fortement en avant, dont la muqueuse est doublée par une musculature bien développée. Elle est remplie de concrétions d'origine malpighienne. Le tube intestinal aborde la poche par sa face dorsale, alors que les Aranéides présentent la disposition inverse : c'est, chez eux, la poche qui surplombe le tube.

La dernière partie du tube digestif, l'*intestin terminal*, ectodermique et chitinisé, forme d'abord une poche volumineuse engainant l'extrémité du

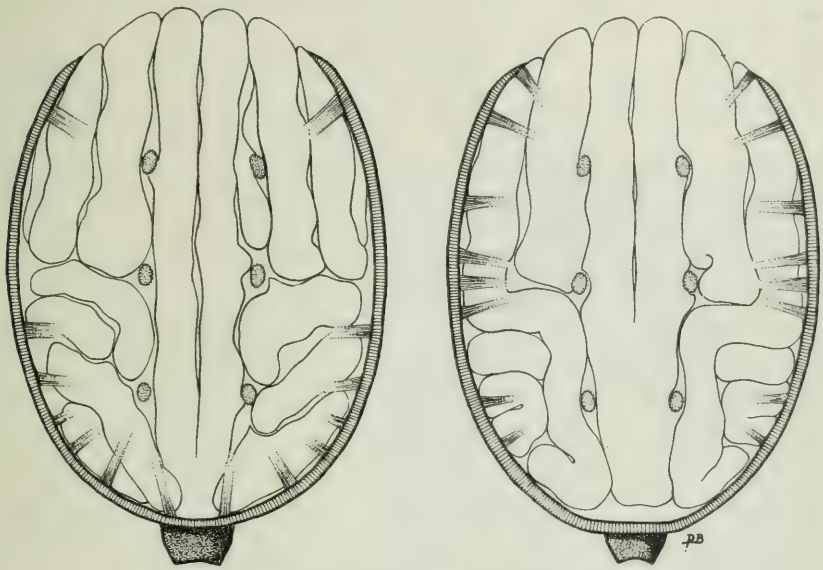


Fig. 13. Vue superficielle dorsale des diverticules opisthosomiens après ablation de la chitine. Légères variations d'un individu à l'autre. p — × 10.

tube mésentérique. Il se rétrécit ensuite pour s'engager dans les segments anaux et aboutir à l'anus.

Les *diverticules mésentériques* sont de longs tubes cylindriques disposés parallèlement au grand axe du corps (fig. 13 et 14). D'après les coupes transversales, il paraîtrait en exister au moins une vingtaine dans l'opisthosoma (fig. 11 et 12) : il y en a en réalité beaucoup moins, car ils se replient de façon variée à l'intérieur de l'abdomen. Quant aux diverticules prosomiens, ils forment deux paires principales : l'extrémité antérieure aveugle, arrondie, des diverticules de la paire interne recouvre les ganglions cérébroïdes (fig. 1 et 2) ; celle des diverticules de la paire externe se loge dans la partie latérale du prosoma, au-dessus de l'atrium respiratoire et de la glande coxale, butant en avant contre le muscle triangulaire reliant la paroi dorsale au côté externe de la base de la hanche de la patte-mâchoire (fig. 6). Une telle disposition générale en tubes longitudinaux parallèles, de calibre régulier, n'est pas fréquente chez les Arachnides : elle ne se retrouve que chez certains Opilions (Cf. Blanchard, 1852). Ce fait intéressant vient appuyer la parenté que l'on s'accorde, en général, à reconnaître entre ces deux

groupes (1). La masse abdominale est entourée par une membrane d'enveloppe sous-tégumentaire, que viennent renforcer, dans les parties latérales et postérieures de l'abdomen, de petits faisceaux musculaires aplatis (fig. 13).

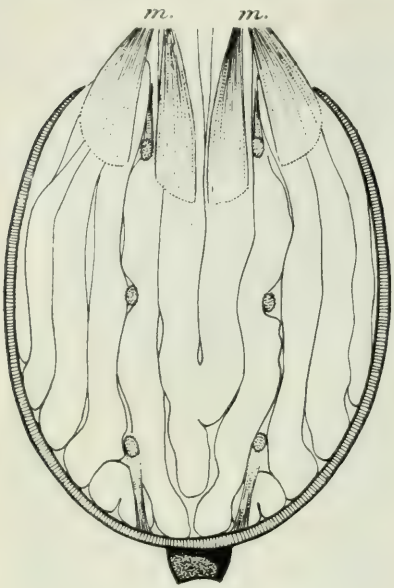


Fig. 14. — Vue superficielle ventrale des diverticules mésentériques, après ablation de la chitine. — *m*, muscles ventraux reliant le prosoma à l'opisthosoma. ρ — × 10.

Du point de vue cytologique, le tube mésentérique axial est, comme il est de règle, constitué par une assise de cellules cylindriques, assez banales et toutes semblables, alors que les diverticules ont un épithélium dimorphe, formé de cellules absorbantes et de cellules sécrétrices de ferments reposant sur une membrane basale assez forte. Les unes et les autres sont ici en nombre sensiblement égal, alors que, dans la plupart des autres ordres, chez les Araignées en particulier, il y a beaucoup moins de cellules à ferments. Celles-ci sont bourrées de grosses enclaves, sphériques ou ovoïdes, réfringentes et semi-translucides (fig. 15), qu'elles déversent, le moment venu, dans la lumière du diverticule. Les cellules absorbantes effectuent le travail

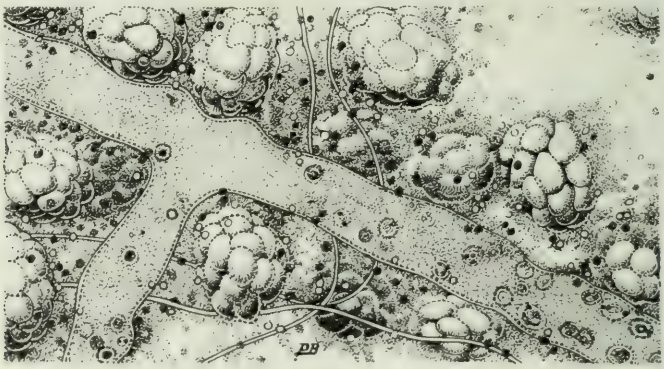


Fig. 15. — Masse intestinale dissociée montrant des cellules à ferments mûriformes, éparses autour d'un tube de Malpighi contenant des concrétions de déchets.

digestif proprement dit, séparant les substances assimilables des pro-

(1) Chez la plupart des Opilions cependant, les diverticules sont moins nombreux et plus massifs (Cf. Kæstner, 1935), et la disposition est en réalité fort différente.

duits de déchet qui s'accumulent dans leur partie apicale sous forme de petites masses brunâtres, expulsées ensuite dans la lumière.

Les diverticules sont, comme chez presque tous les autres Arachnides, richement entourés de cellules interstitielles chargées d'enclaves grasses ; elles forment, dans leur ensemble, un tissu de réserve adipeux, très développé chez les animaux bien nourris.

ORGANES D'EXCRÉTION

L'excrétion est essentiellement l'œuvre des tubes de Malpighi dans l'opisthosoma et des glandes coxales dans le prosoma. Les néphrocytes paraissent faire défaut.

Fig. 16. — Abouchement dans le tube mésentérique des troncs collecteurs malpighiens dorsaux (d'après une dissection).

Les *tubes de Malpighi* forment un riche système d'arborisations relativement de gros calibre (50 μ de diamètre environ) qui cheminent dans les travées du tissu interstitiel péridiverticulaire. Ils naissent du tube intestinal, dans la région moyenne de l'opisthosoma, par une paire d'évaginations dorso-latérales, dirigées obliquement en avant et en dehors, dessinant une sorte de V au-dessus de l'intestin, auxquelles s'ajoute une évagination impaire ventrale. Les rapports anatomiques très particuliers de ces évaginations avec le tube mésentérique ont été indiqués page 10. Chaque évagination dorso-latérale, se divisant en T après un court trajet (fig. 16), engendre une branche antérieure et une branche postérieure dirigées longitudinalement, qui ne tardent pas à se ramifier abondamment. Les tubes les plus antérieurs vont jusque dans la partie postérieure du prosoma. Tous élaborent des concrétions de déchet pseudo-cristallines de grande taille (8 à 10 μ). Elles se forment dans la paroi aux dépens de certains noyaux qui dégénèrent et elles gardent longtemps un contour basophile. Rejetées dans la lumière du conduit, elles y cheminent jusqu'au tube mésentérique, qu'elles suivent jusqu'à sa terminaison et leur expulsion.

Elles sont particulièrement nombreuses chez les animaux en état de jeûne.

La grande richesse du réseau malpighien des *Ricinulei* ne laisse pas de surprendre lorsqu'on la compare à l'absence complète de cette même formation chez leurs plus proches voisins, les Opilions. Ce caractère à lui seul suffirait à justifier la séparation des deux ordres, que divers zoologistes, de Guérin-Menneville (1838) à Thorell (1892), ont voulu réunir.

Les *glandes coxales*, au nombre d'une paire, sont situées dans les régions latérales du prosoma au-dessus des hanches des pattes marcheuses. Chaque glande, de couleur blanche, très ramassée, a, dans l'ensemble, la forme d'un

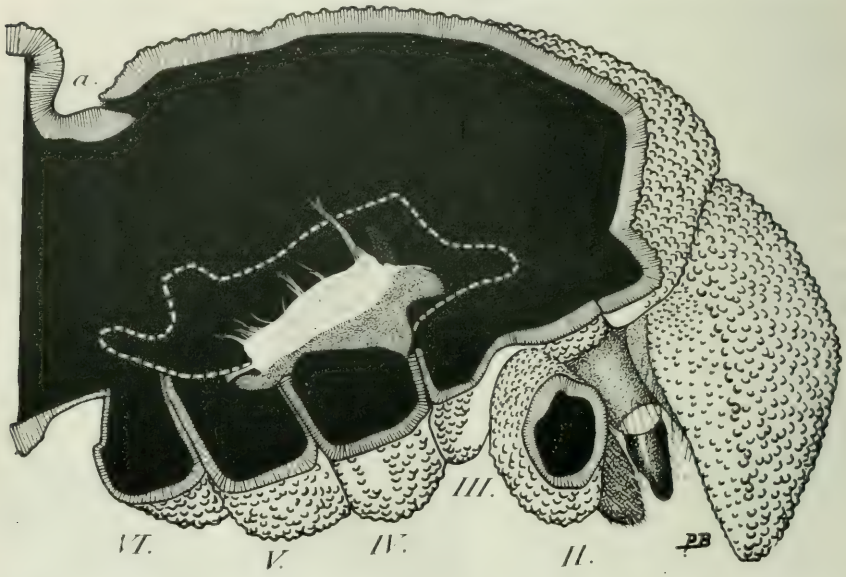


Fig. 17. — Prosoma vu latéralement, après ablation de la paroi, pour montrer schématiquement en place la glande coxale. En plein, dimensions minima de celle-ci chez un immature ; en traits interrompus, limite maxima chez un adulte. — *II*, pattes-mâchoires ; *III*, *IV*, *V*, *VI*, hanches des pattes marcheuses; *a*, articulation dorsale du prosoma et de l'opisthosoma. ♀ — × 20.

polyèdre irrégulier, environ deux fois plus long que haut et un peu moins haut que large, allongé dans le grand axe du corps, un peu relevé à ses extrémités, et à direction générale nettement ascendante d'arrière en avant. Reposant sur les cavités coxales, l'organe est recouvert par le buisson trachéen issu de l'atrium respiratoire qui forme nappe au-dessus de lui ; il est en rapport, par la face interne, avec les ganglions des pattes marcheuses, par les faces internes et postérieures avec les diverticules mésentériques prosomiens. Il est maintenu en place par de nombreux ligaments isolés ou groupés en petits faisceaux, insérés sur ses deux extrémités aussi bien que sur ses faces dorsales et latérales (fig. 17 et 18).

La structure de la glande est assez particulière. La majeure partie en est constituée, comme chez les autres Arachnides, par un tube labyrinthique replié un certain nombre de fois sur lui-même et qui, de ce fait, sur une

coupe transversale de la région moyenne du corps glandulaire, se trouve sectionné une dizaine de fois. Par contre : 1° je n'ai pas pu trouver le « saccule », partie initiale vésiculaire que présente toujours l'organe dans sa

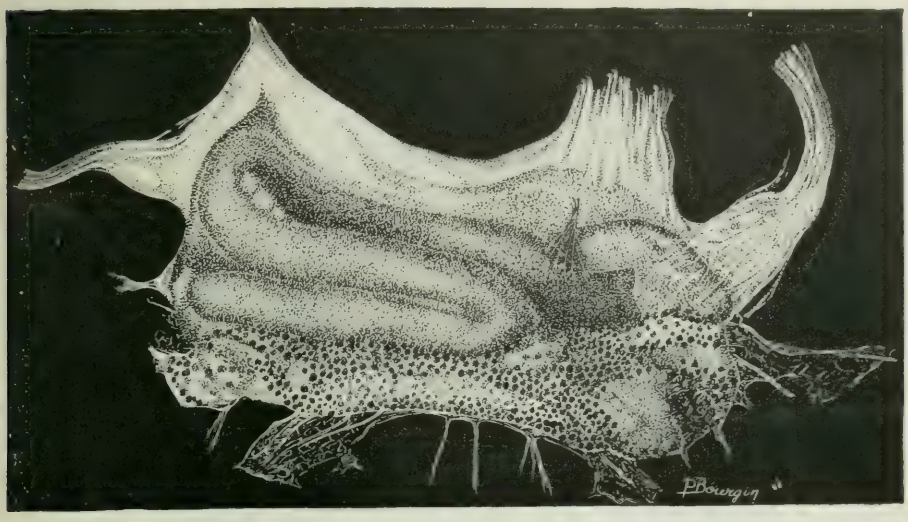


Fig. 18. — Glande coxale disséquée et extraite du prosoma. On voit les replis superficiels du labyrinthe, les nombreux ligaments qui maintiennent l'organe en place et, à la partie intérieure, le tube pigmenté (brisé à ses extrémités). g — [illegible] 40.

forme typique et qui existe chez les Opilions ; 2° dans le tube labyrinthique vient déboucher un conduit tout différent, formé de cellules dont les deux tiers apicaux sont bourrés de sphérules pigmentaires (fig. 19), alors que le labyrinthe est, comme il est de règle, tapissé par un épithélium syncytial

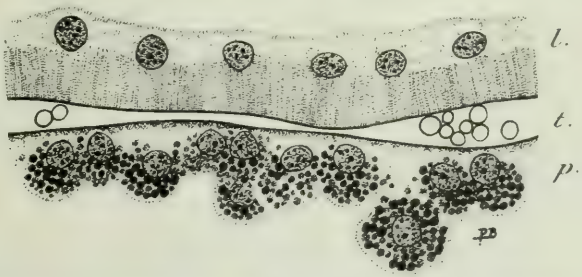


Fig. 19. — Structure cytologique de la glande coxale. — *l*, paroi du labyrinthe ; *p*, paroi du tube pigmenté ; *t*, trachées intertubulaires.

caractéristique, dont le protoplasme comprend deux zones, l'une épaisse, basale, acidophile, fortement striée, l'autre superficielle, peu colorable, contenant les noyaux. La lumière du tube pigmentaire est vide sur les coupes, alors que celle du labyrinthe apparaît le plus souvent occupée par un liquide acidophile granuleux. Le tube pigmenté, peut-être homologue du sac

coxal que possèdent d'autres groupes (1), est plus large que le tube strié : il n'est pas replié sur lui-même, mais se rétrécit et se contourne à ses extrémités, surtout à l'extrémité postérieure, où il émet plusieurs petits diverticules. Il est accolé au bord inféro-externe de la masse labyrinthique, qu'il déborde en avant et en arrière, allant depuis les côtés de la bouche jusqu'au fond du prosoma, en arrière de l'atrium respiratoire. Il s'abouche

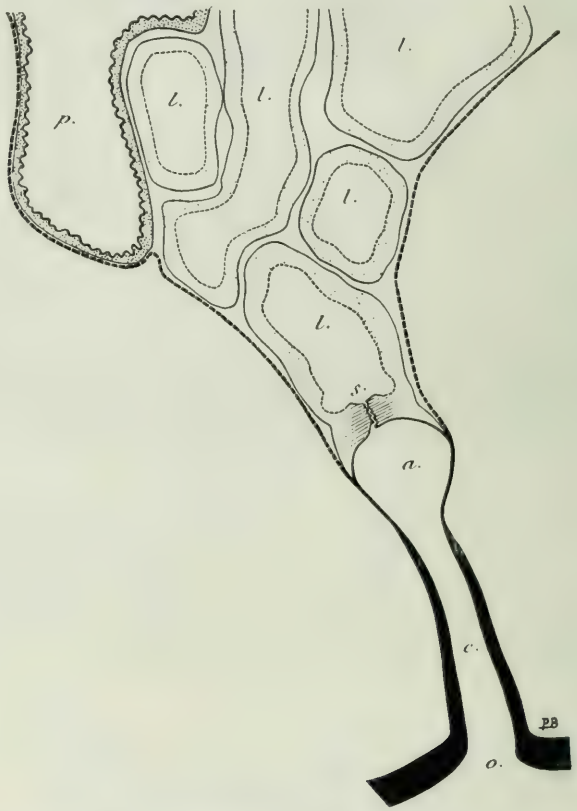


Fig. 20. — Schéma du débouché de la glande coxale. — *l*, coupes du labyrinthe ; *p*, coupe du tube pigmenté ; *s*, sphincter commandant la communication de la partie terminale du labyrinthe avec l'ampoule excrétrice *a* ; *c*, canal excréteur fortement chitinisé débouchant à l'extérieur par l'orifice *o* (coupe transversale du prosoma). ρ — × 100.

dans le labyrinthe au milieu des replis de celui-ci, un peu en avant de la région centrale, par l'intermédiaire d'un petit collet d'union à cellules claires. A peu près au même niveau, on voit, à l'angle antéro-inféro-interne de l'organe, le labyrinthe se continuer par le canal excréteur. Court et faiblement chitinisé, mais assez large, dirigé en bas et en dedans, celui-ci débouche entre les hanches III et IV (1re et 2e pattes marcheuses). Sa base, légèrement dilatée, forme une petite vésicule excrétrice qui communique

(1) Homologie rendue douteuse par le fait que, chez les Opilions, le sac représente la partie terminale de la glande et se prolonge par le canal excréteur, ce qui n'est pas le cas chez les *Ricinulei*.

avec le tube labyrinthique par un étroit orifice entouré d'un sphincter (fig. 20).

J'indiquerai que la glande se montre de taille assez inégale suivant les sujets. Il ne paraît pas s'agir seulement là d'états fonctionnels différents, car, autant que j'ai pu en juger, elle est relativement plus développée chez les femelles adultes que chez les immatures. La figure indique l'amplitude considérable des variations observables.

A ces données concernant l'excrétion, j'ajouterai que mon attention a été attirée par la présence, chez plusieurs sujets, dans l'opisthosoma, de grosses concrétions blanchâtres, irrégulièrement sphériques, de 100 à 300 μ de dia-

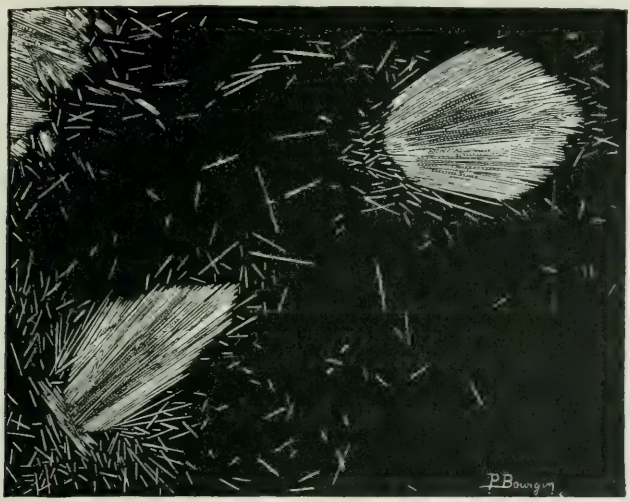


Fig. 21. — Concrétion abdominale dissociée.

mètre, enfouies dans le tissu interstitiel. Dissociées, elles se résolvent en des sortes d'écailles constituées par un grand nombre de fines aiguilles cristallines agglomérées (fig. 21). Nul doute qu'il ne s'agisse là de substances de déchet produites en quantité anormale, formant des concrétions subpathologiques, analogues aux tophus des rhumatisants et des goutteux.

GLANDES PROSOMIENNES

Les *Ricinulei* possèdent des glandes céphalo-thoraciques très particulières. Au nombre d'une paire, elles sont formées de tubules arborescents remarquablement longs, grêles et contournés, s'insinuant entre les principaux organes prosomiens, entourant la base de la lèvre supérieure, la masse nerveuse centrale et les glandes coxales, pénétrant presque dans les hanches des appendices et débouchant dans un canal commun cylindrique, fortement chitinisé, ouvert à la base de la patte-mâchoire (fig. 9).

Sur les préparations histologiques, les tubes, du fait de leurs innombrables replis, apparaissent faussement fragmentés en un très grand nombre d'acini indépendants, constitués, en coupe transversale, par six à dix cellules pyramidales à noyau basal, à protoplasme bourré de grains de secrétion, délimitant une lumière très étroite (fig. 22).

Je ne sais quel rôle exact attribuer à ces glandes, qui occupent, dans l'en-

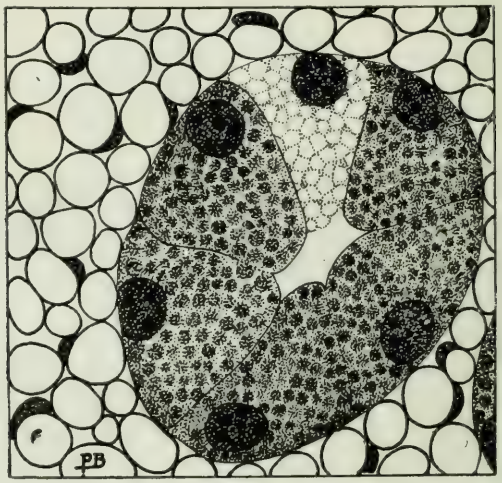


Fig. 22. — Coupe d'une glande prosomienne entourée de tubules trachéens. Une des cellules est vidée de ses grains de sécrétion.

semble, le même emplacement que les néphrocytes chez les autres Arachnides.

SQUELETTE INTERNE

Le squelette interne des *Ricinulei* est exclusivement ectodermique. Il est, en effet, réduit aux apodèmes chitinisés des appendices, — apodèmes importants en ce qui concerne la lèvre supérieure et les hanches des pattes-mâchoires, peu développés au contraire quant aux articles coxaux des pattes marcheuses. L'endosternite mésodermique, qui, chez la plupart des Arachnides, joue un rôle très important dans l'architecture interne du prosoma, n'existe pas ici, alors qu'il est fréquent chez les Opilions. On remarque bien, sous la partie initiale du tube mésentérique, au-dessus des ganglions nerveux sous-œsophagiens, une très mince lame fibro-musculaire tendue entre les deux glandes coxales, mais elle ne possède nullement la structure caractéristique de l'endosternite : il n'est cependant pas exclu qu'elle n'en soit un vestige.

MUSCLES

La musculature comprend essentiellement chez les *Ricinulei* :

a. Les muscles du cucullus ;
b. Les muscles des chélicères ;

c. Les muscles extrinsèques et intrinsèques des pattes ;
d. Les muscles de l'intestin antérieur ;
e. Les muscles des stigmates ;
f. Les muscles reliant l'opisthosoma au prosoma ;
g. Les muscles abdominaux dorso-ventraux ;
h. Les muscles de la région anale ;
i. Les muscles de l'orifice génital.

Je n'étudierai ici que quelques-unes de ces formations, réservant les autres pour un travail ultérieur.

Muscles du cucullus

Le cucullus, ou capuchon, n'est pas, comme on pourrait le croire, un simple volet de chitine. Ainsi qu'on le voit sur la figure 23, il comprend une

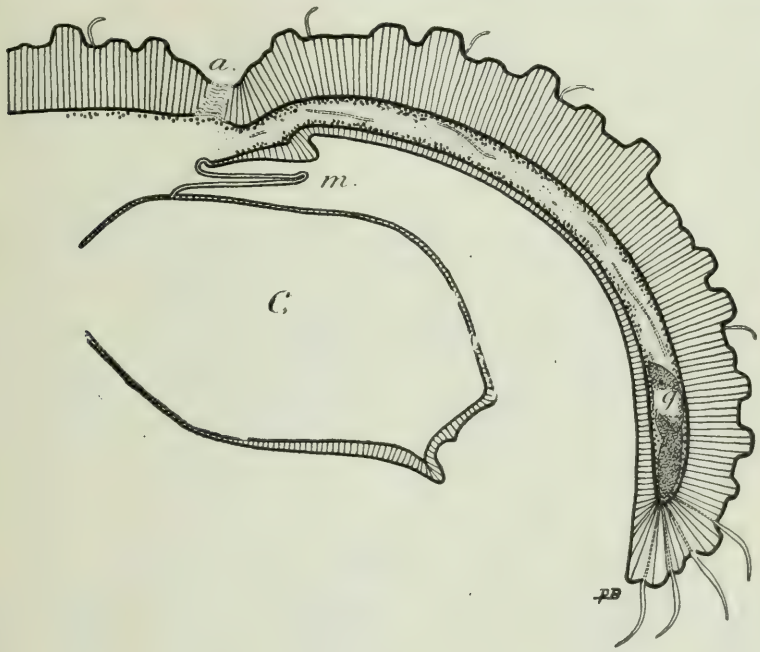


Fig. 23. — Coupe longitudinale du cucullus. — *a*, articulation avec le prosoma ; *g*, glandules terminales ; *C*, chélicère uni au cucullus par la membrane d'union, *m*. p — × 40.

double paroi, l'une dorsale épaisse et noduleuse, l'autre ventrale, beaucoup plus mince, séparée par un espace interne très réduit ; celui-ci est rempli par deux assises de cellules hypodermiques chitinogènes, auxquelles s'ajoutent quelques trachées, des fibres musculaires comprimées et plus ou moins atrophiées, dont un faisceau longitudinal médian, et, dans la région antérieure, tout au moins chez les sujets adultes, quelques acini glandulaires.

Le cucullus est rattaché au prosoma : 1° par une très courte membrane d'union supérieure, prolongement de la paroi dorsale, qui se rompt sans laisser de traces apparentes ; 2° par une membrane d'union inférieure, mince et transparente, beaucoup plus développée ; 3° entre les deux, par une paire de muscles qui commandent ses mouvements. Chacun de ces muscles a,

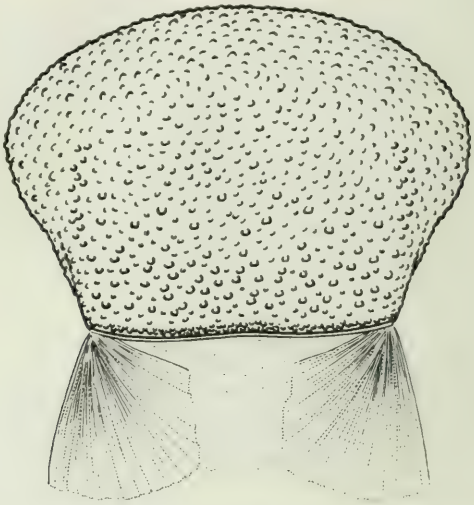


Fig. 24. — Vue dorsale du cucullus, montrant les muscles releveurs et la membrane inférieure d'union avec le prosoma. ♀ — × 20.

approximativement, la forme d'une coquille à face dorsale, ou plutôt dorso-externe, convexe (fig. 24), dont le sommet s'attacherait par une insertion très localisée à l'angle du capuchon et dont le pourtour, comprenant des fibres de longueur variée, s'insérerait en éventail sur la paroi dorsale du prosoma, dans la région externe.

Muscles reliant le prosoma et l'opisthosoma.

Les muscles reliant le prosoma et l'opisthosoma forment quatre paires principales, deux dorsales et deux ventrales.

Les deux paires dorsales (fig. 25) sont courtes : l'une est externe, l'autre interne. Les deux muscles externes sont obliques en avant et en dehors, donc divergents ; les muscles internes sont, au contraire, obliques en avant et en dedans, donc convergents. Les deux paires ont des insertions opisthosomiennes plus fortes que les insertions prosomiennes : si en effet on sépare le prosoma de l'opisthosoma, les muscles dorsaux restent toujours attachés à l'opisthosoma, alors que c'est le contraire qui se produit pour les paires ventrales. Celles-ci, relativement longues (fig. 26), comprennent également deux muscles externes et deux muscles internes. Les premiers sont diver-

gents en arrière, les deuxièmes presque parallèles : ils ont approximativement la forme d'une raquette dont le manche correspondrait à l'insertion

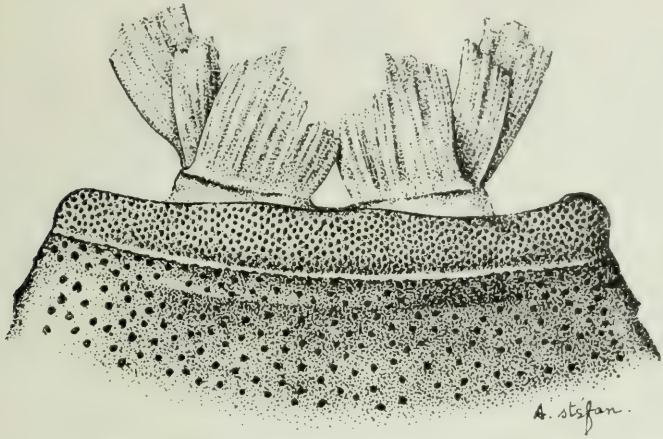


Fig. 25. — Muscles dorsaux reliant l'opisthosoma au prosoma. p — × 20.

prosomienne qui s'effectue près de la base des dernières hanches, au moyen d'un mince tendon et dont le sommet, ovoïde ou légèrement tronqué,

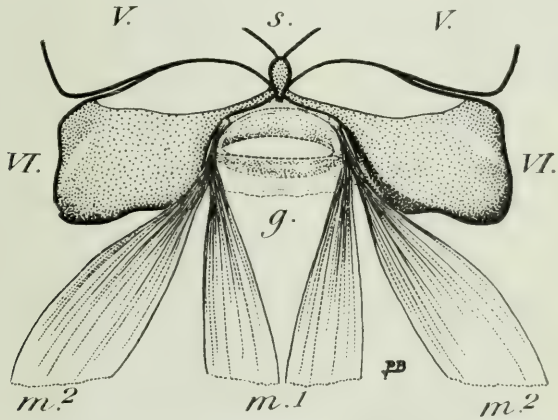


Fig. 26. — Les deux paires de muscles ventraux, *m1* et *m2*, reliant le prosoma à l'opisthosoma (vue dorsale après dissection). — *s*, sternum ; *g*, membrane entourant l'orifice génital ; *V*, *VI*, hanches des dernières pattes.

s'attacherait largement sur la chitine ventrale de l'opisthosoma, un peu en avant de la première grande paire de muscles dorso-ventraux (d.-v. XI).

Muscles dorso-ventraux.

Trois paires de muscles dorso-ventraux sont bien visibles. Elles correspondent aux trois segments principaux de l'opisthosoma XI, XII et XIII :

ce sont les dorso-ventraux (d.-v. XI, XII et XIII). Ils s'attachent au milieu des tergites et des sternites correspondants de chaque côté de la ligne médiane, leurs insertions étant marquées à l'extérieur par une dépression nette du tégument. Ce sont de gros muscles aplatis transversalement, de même largeur sur toute leur étendue et ayant un aspect rubané ; ils sont très semblables d'une paire à l'autre, les postérieurs étant cependant un peu moins développés que les autres. Les figures 13 et 14 les montrent en position au milieu des diverticules mésentériques superficiels.

Les muscles dorso-ventraux des VIIIe et IXe segments existent eux aussi, mais ils sont moins visibles et assez différents. Ils s'insèrent en haut sur le tégument dorsal, en bas sur le côté des lèvres de l'orifice génital, dont ils contribuent à régler l'ouverture — le dorso-ventral VIII sur le côté de la lèvre antérieure, le dorso-ventral IX sur le côté de la lèvre postérieure. Leur insertion inférieure est plus étroite que la supérieure.

Musculature de la région anale (fig. 27).

La musculature de la région anale est assez particulière.

1° Sur le pourtour du XIVe segment, fixe comme on sait, s'insèrent une paire de muscles dorsaux et une paire de muscles ventraux en pinceaux, à direction divergente, les dorsaux ayant une orientation ascendante et

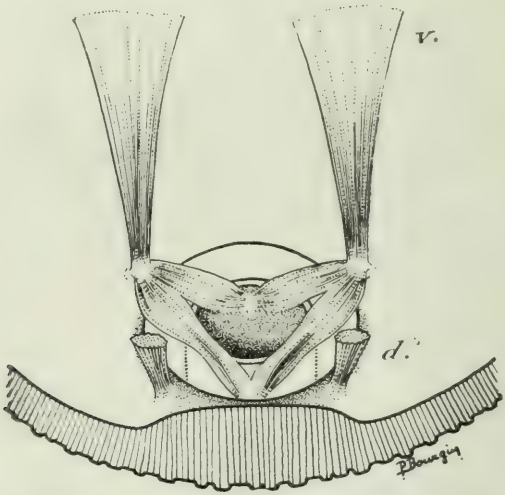


Fig. 27. — Muscles de la région anale. — *d*, paire dorsale ; *v*, paire ventrale, encadrant le triangle musculaire anal proprement dit.

allant rejoindre l'insertion supérieure des dorso-ventraux XIII ; les ventraux, une orientation descendante et rejoignant l'insertion inférieure des mêmes dorso-ventraux XIII. Ces deux paires de muscles semblent être les seuls restes, chez les *Ricinulei*, de la musculature longitudinale de l'opis-

thosoma, musculature d'origine métamérique, que certains groupes ont conservée presque intacte.

2° La base du tunnel que forment les XIVe et XVe segments soudés ensemble est cravatée par trois doubles muscles courts en V, partiellement réunis les uns aux autres, et dessinant à eux trois une sorte de triangle musculaire enserrant l'intestin terminal et s'attachant distalement sur la base du XVIe segment, qui est mobile, et, ainsi que le XVIIe, habituellement télescopé à l'intérieur du XVe. La figure 27 représente cette curieuse disposition.

ORGANES GÉNITAUX

Organes ♂.

Les testicules sont représentés par une paire de gros cordons longitudinaux, partiellement repliés sur eux-mêmes, ainsi que l'indique la figure 28, occupant la région axiale de l'opisthosoma au-dessous du tube mésentérique.

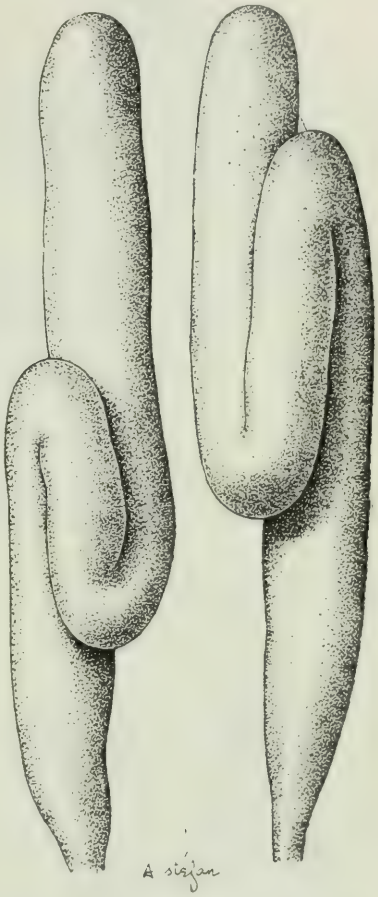


Fig. 28. — ♂ adulte. Testicules disséqués.

La spermatogenèse s'effectue en même temps dans toute la longueur de la glande. Elle a lieu dans de petites poches ou cystes, où tous les éléments se développent synchroniquement et sont donc tous au même stade (fig. 29). On identifie aisément les spermatogonies densément serrées les unes contre les autres, à protoplasme fortement colorable ; les spermatocytes de premier ordre, plus gros, à protoplasme plus clair ; les spermatocytes de deuxième ordre, beaucoup plus petits ; les spermatides à noyau homogénéisé et commençant à s'effiler ; les spermatozoïdes en cours de différenciation, s'étirant de plus en plus, devenant serpentiformes, puis filiformes ; les spermatozoïdes, complètement différenciés, remarquables par leur tête démesurément allongée en un fin cheveu de chromatine irrégulièrement ondulé ; les spermatozoïdes enroulés enfin (fig. 30). On retrouve, en effet, chez les *Ricinulei*, les curieux processus d'enroulement des spermatozoïdes mûrs qui ont été décrits chez d'autres Arachnides : Aranéides, Uropyges, Amblypyges (Cf. Millot et Tuzet, 1931). On voit la tête se pelotonner et

prendre l'aspect d'un minuscule fil de laine que l'on aurait mis en boule en le roulant entre les doigts : autour du peloton de chromatine ainsi

Fig. 29. — ♂ adulte. Coupe transversale schématique d'un testicule montrant les cystes où s'effectue la spermatogenèse. — *s*, cystes à spermatogonies ; *s1*, cystes à spermatocytes I ; *s2*, cystes à spermatocytes II ; *s3*, cystes à spermatides.

formé, le flagelle se dispose en un anneau ou en une courte spirale. Ce n'est qu'une fois cet enroulement achevé que les spermatozoïdes sont émis

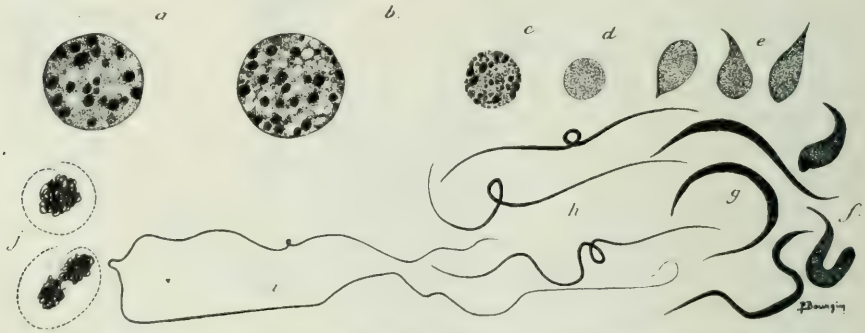


Fig. 30. — Principaux stades de la spermatogenèse. — *a*, spermatogonie ; *b*, spermatocyte I ; *c*, spermatocyte II ; *d*, spermatide ; *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, stades successifs de la spermiogenèse (l'évolution de la tête a seule été représentée) ; *j*, spermatozoïdes enroulés, tels qu'ils se trouvent dans les canaux déférents.

dans la lumière de la glande : aussi dans les canaux déférents ne trouve-t-on que des cellules sexuelles à ce stade.

Les canaux déférents, très flexueux, décrivent chacun, si l'on fait abstrac-

tion de leurs sinuosités, une courbe à convexité antérieure dont le sommet pénètre quelque peu dans le prosoma en dessous et en dedans de l'atrium respiratoire, sur le côté interne des replis terminaux du tube pigmenté de la glande coxale (1).

Il ne paraît pas exister de glandes annexes, et l'atrium génital est très simple, caractères qui opposent complètement les *Ricinulei* aux Thélyphonides.

Organes ♀.

Chez les immatures dont la longueur ne dépasse pas 6 millimètres, les glandes génitales sont représentées par deux minces cordons longitudinaux (ovaires et oviductes) parallèles et rapprochés, fusionnés dans leur partie antérieure (utérus), situés, dans la plus grande partie de leur trajet, immé-

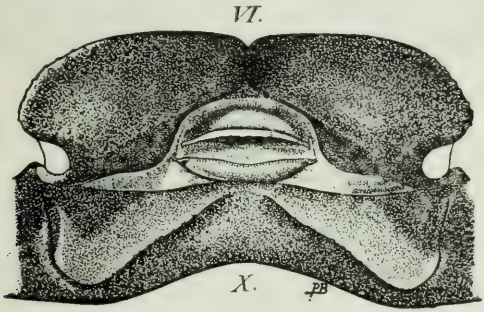


Fig. 31. — ♀ adulte. Vue ventrale de la partie antérieure de l'opisthosoma montrant l'orifice génital ouvert avec ses deux lèvres. — *VI*, hanches de la dernière paire de pattes ; *X*, 10e sternite.

diatement au-dessous du tube mésentérique dans la région sus-axiale de l'opisthosoma, dont ils n'occupent guère plus du tiers antérieur chez les très jeunes sujets. Chez les immatures plus âgés, les cordons s'allongent et grossissent, leur extrémité postérieure venant remplir l'espace compris entre le tube mésentérique et la poche rectale (fig. 2). Chez les ♀ adultes, les ovaires forment une masse importante d'ovules en chapelet, occupant toujours la région sus-axiale de l'abdomen immédiatement au-dessous du tube intestinal. Les deux oviductes dessinant une courbe à concavité postéro-inférieure fusionnent en un large utérus débouchant à l'orifice génital, situé, comme on sait, très antérieurement, entre les hanches des dernières pattes (fig. 31). Les ovules mûrs sont de couleur blanc jaunâtre et de relativement grande taille (400 à 800 μ de diamètre).

Chez les ♀ adultes, il existe, au-dessous des glandes génitales, enfouie au milieu des diverticules intestinaux, une énorme poche ovoïde, pouvant

(1) Il convient de remarquer à ce propos qu'il n'y a, chez les *Ricinulei*, aucune démarcation interne entre le prosoma et l'opisthosoma.

occuper plus du quart de la cavité abdominale (fig. 32). Remplie de sphérules translucides brunâtres, elle débouche à l'extérieur, elle aussi, par l'orifice génital. Elle fait complètement défaut chez les ♀ et chez les immatures, et

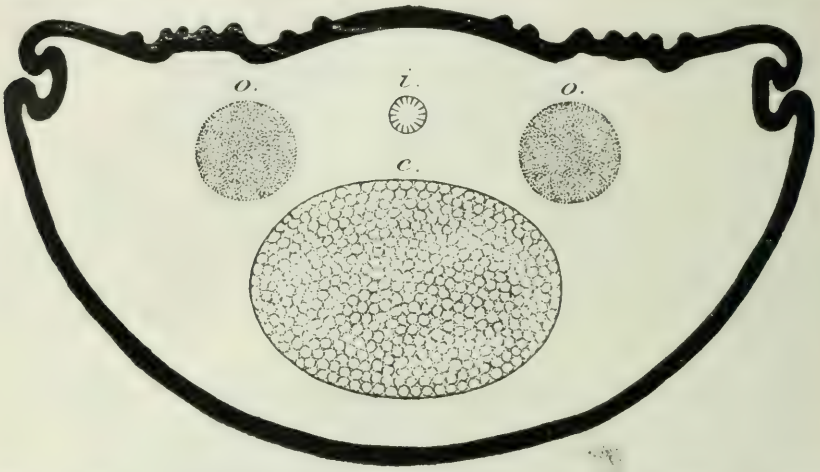


Fig. 32. — ♀ adulte. Coupe transversale tres schématique de la région moyenne de l'abdomen montrant la situation et le volume relatif de la glande coquigène *c*. — *i*, tube mésentérique ; *o*, ovules. ♀ — × 18.

son rôle est évidemment en rapport direct avec la ponte. Son contenu sert-il à la nutrition des embryons ? N'est-il pas plus vraisemblablement utilisé à

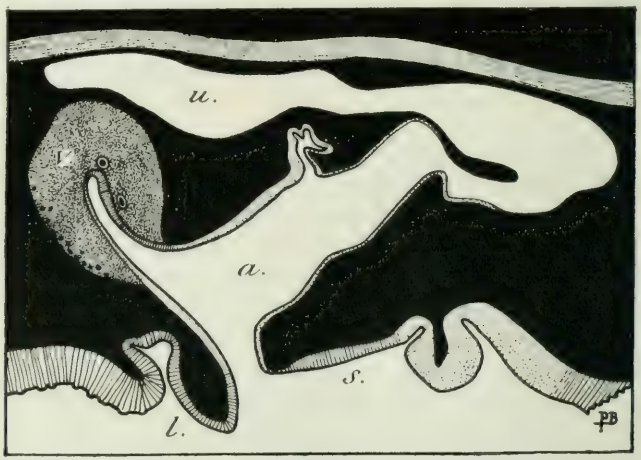


Fig. 33. — ♀ adulte. Coupe longitudinale schématique de l'atrium génital, *a*. — *u*, utérus débouchant dans la partie antérieure de l'atrium ; *v*, glande vulvaire annexée à la partie postérieure ; *s*, sternite VIII, formant la lèvre antérieure de l'atrium ; *l*, lèvre postérieure.

la fabrication d'un cocon protecteur pour les œufs, analogue à celui que sécrètent les Amblypyges ♀ et qui est formé d'une matière parcheminée dont la couleur brune est exactement semblable à celle de la poche en question ?

Aussi peut-on, je crois, appeler cette glande, au moins provisoirement, glande coquigène.

La fente génitale, transversale, conduit dans un atrium chitinisé, qui, en coupe sagittale, a approximativement la forme d'un Y (fig. 33). Dans la branche antérieure de l'Y débouche la portion terminale, très large, de l'utérus. La branche postérieure est coiffée à son extrémité par une masse glandulaire (fig. 33 et 34), comprenant au moins une demi-douzaine d'acini,

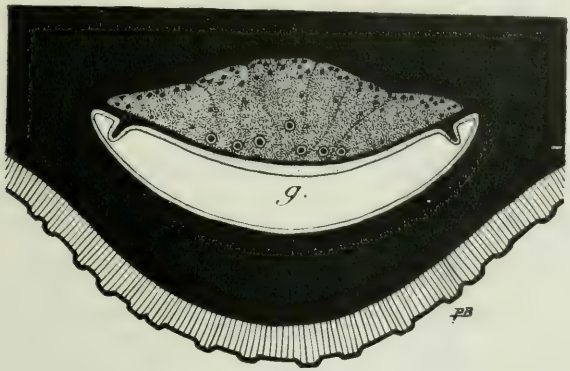


Fig. 34. — Coupe transversale de la partie postérieure de l'atrium génital, *g* ; au-dessus, la glande vulvaire et ses canaux.

dont chacun communique avec l'extérieur par un court canal fortement chitinisé. La sécrétion de cette glande vulvaire, acidophile ou amphophile, a peut-être un rôle lubrifiant.

CONCLUSION

Les affinités des *Ricinulei* ont été fort discutées.

Guérin-Meneville (1838), Gervais (1844), Westvood (1874), Thorell (1892), ont considéré ces Arachnides comme des Opilions. Karsch (1892) a estimé, au contraire, qu'au cas où on leur refuserait la dignité d'ordre indépendant, c'est aux Pédipalpes qu'il convenait de les rattacher. Hansen et Sörensen (1904), adoptant une manière de voir analogue, leur reconnurent plus de similitude avec les Pédipalpes, spécialement avec les Uropyges, qu'avec aucun autre Chélicérate : ils se fondaient sur la structure de la bouche, semblable dans les deux ordres, sur la présence d'un post-abdomen et sur l'existence, chez les Thélyphonides, d'un prolongement frontal recouvrant partiellement les chélicères et paraissant homologable au cucullus. Kastner (1932) s'est rallié, avec de judicieuses réserves, à l'opinion de Hansen et Sörensen.

En réalité, les arguments des arachnologistes scandinaves sont faibles, et, comme par toute leur anatomie interne les *Ricinulei* s'écartent complètement des Uropyges, une étroite parenté entre les deux groupes ne peut

désormais plus être soutenue. Les *Ricinulei* sont vraisemblablement plus proches des Opilions : la disposition des diverticules intestinaux, par exemple, est assez analogue dans les deux ordres, mais les différences organiques qui les séparent n'en sont pas moins considérables; le tableau ci-dessous résume les principales.

PRINCIPALES DIFFÉRENCES ANATOMIQUES ENTRE « RICINULEI » ET OPILIONS.

« RICINULEI ».	OPILIONS.
Téguments d'épaisseur exceptionnelle et de structure très particulière.	Téguments d'épaisseur faible ou moyenne.
Pas d'endosternite mésodermique.	Un endosternite mésodermique.
Pas de fentes sensorielles.	Fentes sensorielles présentes.
Pas de glandes nauséabondes.	Des glandes nauséabondes.
Pas de néphrocytes.	Des néphrocytes.
Pas d'organes périneuraux.	Plusieurs nodules excréteurs périneuraux.
Arborescences malpighiennes très développées.	Pas de tubes de Malpighi.
Glande coxale exclusivement prosomienne, comprenant un long tube pigmenté.	Glande coxale opisthosomienne, dépourvue de tube pigmenté.
Tissu interstitiel péridiverticulaire très développé.	Tissu interstitiel péridiverticulaire rudimentaire.
Stigmates exclusivement prosomiens.	Stigmates principaux opisthosomiens.
Pas d'ovipositeur chez les ♀, mais une grosse glande coquigène.	Un ovipositeur bien développé chez les ♀. Pas de glande coquigène.

Un tel ensemble de différences de première importance dans la structure interne, venant s'ajouter aux caractères morphologiques externes si particuliers des *Ricinulei*, montre à l'évidence que les Arachnides constituent un groupe hautement original qui ne saurait être rattaché à aucun autre (1).

Il ne faut pas pour cela les qualifier de « primitifs », ou d'archaïques, ainsi que l'ont fait récemment EVING (1929) et FINNEGAN (1936). Ils représentent bien plutôt un rameau terminal, très évolué, du phylum des Chélicérates (MILLOT, 1945).

(1) Ceci est vrai non seulement pour les groupes actuels, mais aussi pour les fossiles que nous connaissons. Ainsi les affinités des *Ricinulei* avec les *Anthracomarti*, que KARSCH et LAMEERE estimaient des plus étroites, ont été très exagérées et ne paraissent reposer que sur des ressemblances superficielles. L'étude des divers appendices : chélicères, pattes-mâchoires, pattes marcheuses-même, révèle en effet des différences capitales entre les deux ordres ; en outre, chez les *Anthracomarti*, le segment prégénital est bien développé, et il n'y a pas de tubercule caudal plurisegmenté.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Blanchard (E.). — L'organisation du Règne animal. Arachnides (*Atlas*, Pl. XXXI) Paris, 1852-1860).

Ewing. (H. E.). — A synopsis of the American Arachnids of the primitive order Ricinulei (*Ann. ent. Soc. America*, XXII, p. 583-600, 3 pl., 1929).

Finnegan (S.). — Rarity of the archaic Arachnids Podogona (Ricinulei) (*Nature London*, XXXVI, p. 186, 1935).

Gervais (P.). — *In* Walckenaër. Histoire naturelle des Insectes Aptères (III, Paris, 1844).

Guérin-Meneville. — Note sur l'Acanthodon et sur le Cryptostemme, nouveaux genres d'Arachnides (*Revue zool.*, p. 10-12, 1838).

Hansen (H. J.) et Sörensen (W.). — On Two Orders of Arachnida. Opiliones and Ricinulei (Cambridge, in-4, 1904).

Hansen (H. J.). — Studies on Arthropoda. I. The Pedipalpi. Ricinulei and Opilione-collected by Mr. Fea in tropical West Africa and adjacent Islands (Copenhague, 80 p., 4 pl., 1921).

Karsch (F.). — Ueber Cryptostemma Guer. als einzigen recenten Ausläufer der fossilen Arachnoïdeen-Ordnung der Meridogastra Thor. (*Berlin. Entom. Zeit.*, XXXVII, p. 25-32, 1852).

Kæstner (A.). — Ricinulei Thorell, *in* Kukenthal's *Handbuch der Zool.* (III, 2 ; p. 99-115, 27 fig., 1932).

— Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Darmblindsäcke bei des Opiliones (*Zool. Anz.*, CIX, 1934).

— Die Funktion der sogenannten sympathischen Ganglion und die Exkretion bei den Phalangiiden (*Zool. Anz.*, CIX, 1935).

Lameere (A.). — *Précis de Zoologie*, III, p. 285-287, 1933.

Millot (J.) et Tuzet (O.). — La spermatogenèse chez les Pédipalpes (*Bull. biol. France-Belgique*, LXVIII, 1934).

Millot (J.). — Les Ricinulei ne sont pas des Arachnides primitifs (*Bull. Soc. zool. France*, 1945).

— Sur la constitution de l'abdomen des Ricinulei (*Bull. Soc. entom. France*, p. 72-74, 3 fig., 1945).

Thorell (T.). — On an apparently new Arachnid belonging to the family Cryptostemmoïdæ West (*Bihang K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, Stockholm, XVII, 1892).

Westwood (J. O.). — Thesaurus Entomologicus Oxoniensis (Oxford, 1874).

LE DÉVELOPPEMENT DES NOYAUX A SPIRÈME DANS DIVERSES ESPÈCES DE DROSOPHILES

Par S. L. FROLOWA (1)

INSTITUT DE BIOLOGIE EXPÉRIMENTALE
DE MOSCOU

SOMMAIRE

I. — Introduction 32
II. — Matériel et technique 33
III. — Croissance et modifications de structure des noyaux des glandes salivaires et de l'intestin pendant la vie larvaire 35
IV. — Discussion des données du chapitre précédent 43
V. — Développement de noyaux du type de ceux des glandes salivaires dans d'autres organes larvaires 45

1° Noyaux des cellules du corps gras de la larve.
2° Noyaux des cellules des trachées.
3° Noyaux des cellules des tubes de Malpighi.

VI. — Structure des noyaux « métaboliques » dans plusieurs organes de la larve. 48

1° Noyaux des cellules de la glande en anneau.
2° Noyaux des cellules des ganglions nerveux.
3° Noyaux des cellules des disques imaginaux.

VII. — Structure du noyau dans différents organes de l'imago 50
VIII. — Développement des « parties inertes » des chromosones 53

1° Chez *Drosophila funebris.*
2° Chez *Drosophila melanogaster.*
3° Chez *Drosophila hydei.*
4° Chez *Drosophila virilis.*
5° Chez *Drosophila robusta.*
6° Discussion.

IX. — Conclusions 62

(1) Ce mémoire a été traduit par Mme H. Lafon, à qui la Rédaction des *Annales* exprime ses meilleurs remerciements.

I. — INTRODUCTION

Dans mon mémoire sur *La structure et la forme des chromosomes des glandes salivaires chez la Drosophile* (Frolowa, 1937), j'ai émis l'hypothèse suivante : les noyaux à « spirème » des glandes salivaires et d'une série d'autres organes des Diptères proviendraient de noyaux ayant achevé leur division avant l'éclosion de la larve. Les différences entre les noyaux à « spirème » et les chromosones de la larve âgée, d'une part, et ceux de la larve venant d'éclore, d'autre part, tiennent à l'énorme accroissement du noyau, sans que la structure primitive des chromosomes et des noyaux subisse des changements fondamentaux. Pour cette raison, les noyaux qui donnent naissance aux noyaux à spirème doivent ressembler à des noyaux ordinaires capables de mitose banale.

Pour vérifier cette hypothèse, j'ai entrepris le présent travail. Voici le but de mes recherches :

1° Examiner la structure des noyaux des glandes salivaires et des autres organes de la larve de Drosophile, juste après son éclosion, et étudier leurs changements au fur et à mesure de la croissance larvaire ;

2° Comparer la structure des noyaux des cellules de jeunes larves, qui n'ont pas encore acquis le « spirème » :

a. D'une part, avec les noyaux de disques imaginaux qui subissent des mitoses périodiques pendant toute la vie larvaire ;

b. D'autre part, avec les noyaux de l'imago, qui, comme ceux de la larve, ne se divisent plus, mais qui, contrairement à ceux de la larve, ne subissent pas d'accroissement (1) ;

3° Étudier le développement des parties « inertes » des chromosomes.

L'existence de noyaux à spirèmes (ou noyaux de Balbiani, comme on les a longtemps appelés), dans divers organes des larves de Diptères, est relatée dans une série de travaux (Balbiani, 1881 ; Carnoy, 1885 ; Korschelt, 1884 ; Leydig, 1887 ; Henneguy, 1900 ; Faussek, 1913 ; Tanzer, 1921 ; Dawydoff, 1927 ; Tiniakoff, 1936). Le problème posé par le développement de ces noyaux n'est pas nouveau : il a déjà été étudié par Alverdes (1913) et Faussek (1913), il y a plus de vingt-cinq ans, en même temps que la structure fine des chromosomes dans les noyaux des grosses larves. Après une interruption assez longue, plusieurs auteurs sont revenus à ce problème, mais en le considérant sous un autre aspect. Les travaux de Dawydoff (1929) et de Bogoiavlensky (1934) ont trait à la

(1) Tiniakoff (1936) essaie d'établir un parallèle entre les chromosomes des glandes salivaires et ceux des cellules capables de mitose en comparant les chromosomes des glandes salivaires à ceux de la fin de la prophase ; ce point de vue est évidemment erroné.

structure des noyaux dans les tissus des larves de Diptères d'âges différents. Ces travaux distinguent, d'après la structure, quatre groupes de noyaux, et les auteurs admettent le passage graduel d'un groupe à l'autre, au fur et à mesure de l'accroissement du noyau, chaque type nucléaire étant caractérisé par la taille.

L'erreur fondamentale des deux auteurs consiste à limiter leur étude aux changements de structure du noyau « métabolique » (noyau au repos) (1), en liaison avec l'accroissement nucléaire, sans admettre que les chromosomes puissent exister dans le noyau au repos, ce qui fait que les changements de structure étudiés n'ont pas été reliés au développement des chromosomes dans ces noyaux. Suivant Dawydoff, les structures observées dans les noyaux des glandes salivaires des grosses larves n'ont rien de commun avec des chromosomes et, pour cette raison, ne peuvent être comparées à des stades spirèmes.

L'étude de ces noyaux est entrée dans une nouvelle phase après les travaux de Heitz et Bauer (1933) et surtout ceux de Painter (1933-1934). Koltzoff avait émis l'hypothèse que les chromosomes géants des glandes salivaires provenaient d'un étuvage longitudinal des génomènes sans que ceux-ci se séparent. Cette interprétation semble *a priori* la plus vraisemblable pour expliquer les dimensions géantes des chromosomes des glandes salivaires, et nous la retrouvons dans toute une série de travaux.

Mais cette hypothèse n'a été réellement vérifiée que dans une œuvre récente de Painter et Griffin (1937), qui ont clairement démontré que les dimensions géantes des chromosomes des glandes salivaires des larves âgées de Simulie s'expliquent par le doublement des génomènes, phénomène qui intervient trois ou quatre fois pendant la vie larvaire.

Le travail de Painter et Griffin a été publié au moment où j'achevais mes propres recherches. Comme je poursuivais un but différent et que le travail de Painter et Griffin laissait non résolue cette question : est-ce la conjugaison des chromosomes homologues qui est antérieure, ou bien leur séparation ? je n'ai pas jugé inutile de publier les données que j'avais acquises sur le développement des glandes salivaires de la Drosophile.

II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE

J'ai choisi comme matériel principal *Drosophila hydei*, non seulement à cause de la grosse taille des larves, mais aussi pour certaines particularités dans la structure des noyaux des glandes salivaires chez cette espèce. Le complexe chromosomien de *D. hydei* est reproduit sur la figure I. Le chromosome X, à double courbure, ne présente qu'une seule courbure dans les glandes salivaires ; la partie inerte n'est bien visible que dans le chromosome X. Cinq grands chromosomes (le chromosome X et quatre autosomes) et un sixième petit chromosome convergent par leur extrémité

(1) J'emploie le terme de « noyau métabolique » au lieu de l'ancien terme « noyau au repos ».

proximale vers un chromocentre compact, arrondi et se colorant fortement au Feulgen. Ce chromocentre fut appelé par HEITZ (1934) α-hétérochromatine, chez *D. virilis*. Le chromocentre se tient à la périphérie du noyau et se trouve relié par un filament à un nucléole situé au centre (fig. 4, Pl. II). La disposition régulière des chromosomes a beaucoup facilité l'étude.

Dans mes recherches, j'ai examiné des larves de *D. hydei*, de taille croissante, depuis des larves à peine écloses, mesurant $0^{mm},5$, jusqu'à des larves prêtes à se métamorphoser et mesurant près de 8 millimètres. Chez cette espèce, la vie larvaire est plus longue que chez *D. melanogaster*, et la métamorphose n'a lieu qu'au huitième jour. Toutes les observations faites sur

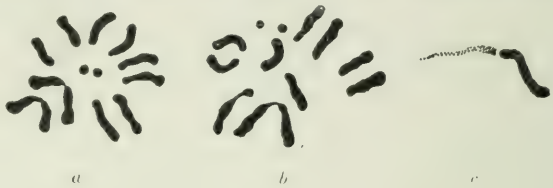


Fig. I. — Complexe chromosomique de *Drosophila hydei*. — *a*, femelle ; *b*, mâle ; *c*, chromosome X à la prophase.

D. hydei ont été vérifiées sur d'autres espèces, telles que *D. melanogaster*, *D. funebris*, *D. virilis*, *D. robusta*. J'ai également étudié les noyaux des imagos des espèces citées plus haut.

La technique de coloration par le carmin acétique s'est révélée inutilisable au cours de ces recherches. L'étude des noyaux fut effectuée sur des coupes et sur des préparations *in toto* d'organes isolés préalablement. J'ai utilisé des fixateurs variés : Champy, Flemming, Painter, Sanfelice, Nawaschin (ceux de Sanfelice et de Nawaschin se sont montrés les meilleurs). Les larves, plongées dans une goutte de fixateur, étaient déchirées à l'aide de deux aiguilles ; de cette façon j'arrivais à conserver en extension les organes, placés comme ils l'étaient au moment du sectionnement de la larve.

La fixation durait d'ordinaire vingt-quatre heures, puis, après lavage à l'eau et passage par les alcools, les larves (ou leurs organes préalablement isolés) étaient colorées selon la méthode de Feulgen. Puis certains organes (intestin, glandes salivaires, corps gras, trachées) étaient montés *in toto* dans le baume du Canada. Une partie des larves colorées au Feulgen étaient incluses dans la paraffine, puis débitées en coupes de 8 à 12 μ d'épaisseur. Les imagos et les grosses larves étaient incluses sans être colorées, puis coupées et colorées au Feulgen sur coupes. Les imagos étaient débitées en coupe de 10 à 20 μ. Pour étudier au microscope des coupes colorées au Feulgen, il est commode de se servir d'un filtre jaune vert : dans cette lumière, les chromosomes apparaissent en noir. La comparaison des dimensions relatives des noyaux s'est faite sur des dessins tous effectués au même grossissement. Ces dessins ont été faits en utilisant l'appareil de Abbe

(avec une longueur de tube de 160 millimètres), muni de l'objectif apochromatique de Zeiss de 2 millimètres (90) et d'un oculaire compensateur 20 ×. Ce système donnait un grossissement de 3 200 ×. Dans les quelques cas où les dessins furent faits avec un grossissement moindre (oculaire 15 ×, grossissement 2 480 ×, et oculaire 10, grossissement 1 580 ×), le grossissement est indiqué sur le dessin.

Dans ces recherches, je ne me suis pas proposé de déterminer les dimensions vraies des noyaux ; je me suis attachée seulement à leurs dimensions relatives ; pour cette raison, je me suis bornée à mesurer les diamètres des noyaux sur les dessins faits avec le même grossissement, ce qui m'a permis d'obtenir par le calcul la dimension vraie du diamètre.

Toutes mes colorations au Feulgen ont été effectuées par ma collaboratrice à la section de cytologie de l'Institut de Biologie expérimentale, K. P. Troukhatcheff. Qu'elle trouve ici toute ma reconnaissance pour l'aide qu'elle m'a fournie.

Je remercie M. Pechkoff pour la fabrication du filtre jaune vert.

III. — CHANGEMENTS, PENDANT LA VIE LARVAIRE, DE LA TAILLE ET DE LA STRUCTURE DES NOYAUX APPARTENANT AUX GLANDES SALIVAIRES ET A L'INTESTIN MOYEN

La croissance larvaire des Diptères consiste non pas en une multiplication des cellules, dont la division est achevée avant l'éclosion de la larve, mais en un accroissement de la taille cellulaire, avec accroissement correspondant du noyau. Il faut excepter les ganglions nerveux et les disques imaginaux, dans lesquels le nombre de cellules augmente au fur et à mesure de la croissance, sans que la taille des noyaux varie. A l'éclosion, les larves ne possèdent pas vraiment de disques imaginaux, mais seulement quelques groupes de cellules dont la multiplication donnera les disques imaginaux : on suit facilement ce processus sur les disques des glandes salivaires, de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur.

Dans mon travail, j'ai surtout étudié les changements de structure des noyaux, au fur et à mesure de leur accroissement dans les glandes salivaires et l'intestin moyen (1).

Dès l'éclosion de la larve, on observe de petites différences de taille entre les noyaux des divers organes, ceux de l'intestin moyen et du début des cæcums étant plus gros que les autres. En d'autres termes, les noyaux du fond des cæcums et du proventricule croissent moins vite que ceux du début des cæcums. Cette différence de taille est déjà très nette chez les larves de 1 millimètre ; elle le devient de plus en plus au cours de la crois-

(1) Le disque imaginal, qui donne naissance, pendant la métamorphose, à la partie antérieure de l'intestin, est situé à la limite du pharynx et de la paroi externe du proventricule. Cette dernière est d'origine endodermique, ainsi que tout l'intestin moyen. Elle fait donc partie chez les Diptères, de l'intestin moyen, alors que le pharynx appartient à l'intestin antérieur (Kükenthal, 1926-1932). Cette différence est évidente lorsqu'on considère la structure des noyaux de la paroi externe du proventricule et du pharynx chez une grosse larve (fig. 2, Pl. V).

sance et se conserve pendant toute la vie larvaire. Les plus gros noyaux sont ceux du début des cæcums; viennent ensuite ceux de l'intestin moyen proprement dit et enfin ceux du proventricule. Dans les cæcums, on voit très nettement la délimitation entre les régions à gros et à petits noyaux, et l'emplacement de ces régions est très constant (fig. 1, Pl. V).

Cependant toutes les cellules de l'épithélium de l'intestin moyen ne subissent pas d'accroissement; une partie d'entre elles conservent leurs caractères primitifs ; ces petites cellules, de type embryonnaire, sont disséminées parmi les grosses cellules, chez les jeunes larves. Elles se divisent pendant la croissance larvaire, formant des amas qui, lors de la métamorphose, remplaceront l'épithélium larvaire.

Dans les larves plus grosses (5 à 6 mm.), une partie de ces petites cellules de remplacement perdent leur caractère embryonnaire et présentent un accroissement. Dans l'intestin moyen des larves âgées, on rencontre des noyaux de cellules de remplacement de tailles très variées.

Les disques imaginaux de l'intestin antérieur et postérieur se forment, chez les larves d'âge moyen, par division des cellules ayant conservé leurs dimensions primitives.

Peu après l'éclosion de la larve (larve de $0^{mm},6$ à $0^{mm},7$), les noyaux des glandes salivaires sont plus gros que ceux du pharynx, tout en restant plus petits que ceux de l'intestin moyen. A la place du futur disque imaginal, on ne trouve que quelques noyaux de type embryonnaire, de même taille que les noyaux du pharynx. Dans des larves de 1 millimètre, les noyaux du pharynx sont déjà plus gros que ceux qui se trouvent à l'emplacement du futur disque imaginal.

A mesure que croissent les noyaux de la glande salivaire et qu'augmente par conséquent la taille de l'organe, continuent l'accroissement des noyaux du pharynx et la multiplication des noyaux à la limite de séparation de la glande et du pharynx. Dans les larves de 3 millimètres, on observe un disque imaginal bien constitué. Par la suite, à mesure que croît la glande, le disque imaginal s'accroît également, par division cellulaire.

J'ai eu l'occasion d'observer des complexes chromosomiques diploïdes pendant les mitoses des noyaux des disques imaginaux de la glande salivaire, ainsi que de l'intestin antérieur et postérieur et des cellules de l'épithélium de remplacement.

La structure des noyaux, après l'éclosion de la larve, a été décrite dans les mémoires de Faussek (1913), Dawydoff (1929) et Bogojavlensky (1934). Sur le dessin d'un noyau de l'intestin moyen d'une jeune larve de Chironome, Faussek représente, au centre du noyau, un gros nucléole à partir duquel rayonnent, vers la périphérie, des filaments fortement réfringents de linine. Nous trouvons une description semblable chez Bogojavlensky. En réalité, on observe ce tableau sur des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique, après diverses fixations, et lorsqu'on centre le microscope non sur la surface du noyau, mais sur le nucléole qui se trouve en son centre. Il est impossible en ce cas de compter le nombre de filaments de linine.

La coloration au Feulgen donne des aspects très différents (fig. 1, Pl. I). La seule structure qui se colore en sombre est un chromocentre arrondi, accolé à la membrane nucléaire. Dans une certaine position du noyau, le chromocentre semble appuyer sur le nucléole, qui ne prend pas le colorant, bien qu'en réalité le chromocentre, situé à la périphérie du noyau, se trouve éloigné du nucléole. Il est donc très compréhensible qu'après coloration à l'hématoxyline ferrique le chromocentre semble fusionné avec le nucléole.

Dawydoff (1929) a coloré ces noyaux selon la méthode de Biondi et décrit l'existence de deux nucléoles : un acidophile et un basophile ; ce dernier est accolé à la membrane nucléaire et n'est sans aucun doute rien d'autre que le chromocentre.

Heitz (1933, *a*, *b*) a décrit un chromocentre dans les noyaux « métaboliques » (noyaux au repos) des larves et des imagos de Drosophiles, mais, comme il utilisait des préparations au carmin acétique, il n'a pu voir dans les noyaux les filaments décrits par les autres auteurs.

Après coloration au Feulgen, en mettant au point le microscope sur le chromocentre, on voit très distinctement que les filaments de linine décrits par les auteurs précédents convergent non vers le nucléole, mais vers le chromocentre (fig. 1, Pl. I). Lorsque le chromocentre est disposé exactement au-dessus du nucléole, on voit les filaments contourner le nucléole et arriver jusqu'au chromocentre. Ces filaments ne se colorent pas au Feulgen ; ils ne sont visibles que grâce à leur forte réfringence. Il est difficile de déterminer leur nombre exact, qui semble se rapprocher du nombre haploïde des chromosomes.

Dès que la larve devient plus âgée, la structure nucléaire devient plus nette : dans les larves de $0^{mm},6$ à $0^{mm},7$, on voit distinctement, dans les noyaux de l'intestin moyen (fig. 2, Pl. I) et des glandes salivaires (fig. 3, Pl. I), cinq filaments pâles et contournés, rayonner à partir du chromocentre. En réalité, chacun de ces cinq filaments est double ; par endroit les filaments homologues sont étroitement accolés, par endroit ils s'éloignent quelque peu l'un de l'autre. Chez les larves de cette taille, les noyaux du début des cæcums sont déjà presque deux fois et demie plus gros que ceux des glandes salivaires (diamètres respectifs : 9 μ et 4 μ). Pour cette raison sans doute, les noyaux des glandes salivaires se colorent au Feulgen, beaucoup plus intensément : en effet, les grains de chromatine reliés aux filaments incolores se trouvent, dans les noyaux de moindre dimension, plus rapprochés l'un de l'autre, ce qui expliquerait la coloration plus sombre de tout le noyau.

Chez les larves plus âgées, on observe la même structure nucléaire dans les glandes salivaires, mais elle apparaît avec encore plus de netteté. On a représenté (fig. 4 et 5, Pl. I) quelques noyaux (diamètre 7 μ environ) d'une préparation de glandes salivaires de larve mesurant 1 millimètre. Suivant la façon dont était centré le microscope et la position des noyaux, on a des aspects quelque peu différents. Le dessin de la figure 5 *a* (Pl. I) montre la répétition de la figure 3, (Pl. I), sur un noyau plus volumineux. Le chro-

mocentre se situe à la périphérie du noyau ; vers lui convergent cinq filaments doubles, mais il suffit de fixer la périphérie opposée du noyau pour avoir l'impression d'un noyau réticulé ; au croisement des filaments se trouvent des grains de chromatine (fig. 4 *b*, Pl. I). Des aspects réticulés de noyaux de cette dimension ont été décrits par Alverdes (1913) et Bogojavlensky (1929). Si le noyau a une autre position sur la préparation, le chromocentre peut occuper une position latérale. Lorsqu'on fixe le centre du noyau, le noyau apparaît vésiculeux, avec des amas de chromatine sur la périphérie. Le chromocentre est accolé à la membrane nucléaire et relié par un filament au nucléole ; au point de jonction, on observe sur la surface du nucléole un grain de chromatine (fig. 5 *a*, Pl. I). Si l'on fixe la périphérie du noyau, on peut voir des filaments pâles, accolés par paires avec des chromomères disposés symétriquement l'un en face de l'autre. Sur la même préparation, les noyaux du début des cæcums sont presque doubles de ceux des glandes salivaires (respectivement 12 μ et 7 μ). Il ressort sans aucun doute de l'examen de ces noyaux que les cinq paires de longs filaments enlacés avec des chromomères disposés symétriquement l'un en face de l'autre sont des chromosomes (fig. 8 *a*, Pl. I). Ils convergent tous vers le chromocentre ; on voit aussi distinctement le petit chromosome VI. Le dessin 8 *b* de la planche I représente une fraction de deux paires de chromosomes enlacés d'un même noyau, avec une autre orientation du microscope. Dans certains endroits, les chromosomes homologues sont si étroitement accolés qu'on a l'impression d'un seul filament porteur de chromomères. Un autre aspect très caractéristique du nombre haploïde de chromosomes filiformes, réunis autour du chromocentre, est donné par un noyau moins volumineux de l'intestin moyen, situé sur la préparation non loin du précédent (fig. 9, Pl. I).

C'est cette même structure des noyaux que l'on observe dans les larves de plus de 1 millimètre, mais, à mesure que grossit l'insecte, on distingue de plus en plus nettement, non seulement dans les noyaux des cæcums, mais aussi dans ceux des glandes salivaires, l'existence de filaments doubles enlacés. Dans les larves de 2 millimètres, dont les glandes salivaires ont triplé depuis l'éclosion (la glande mesure $0^{mm},3$ et les noyaux atteignent un diamètre de 10 μ), les noyaux des glandes salivaires présentent la structure suivante : cinq paires de filaments enlacés, correspondant aux cinq paires de grands chromosomes, et le petit chromosome VI convergent tous vers le chromocentre (fig. 6, Pl. I ; fig. 7, Pl. I). Les dessins ne représentent qu'une partie des chromosomes situés dans le même plan que le chromocentre. En réalité, les chromosomes sont très longs et forment de nombreuses circonvolutions sur toute la surface du noyau. Lorsque le microscope est centré de façon à masquer le chromocentre, on a l'impression d'un réseau de filaments entre-croisés. Ceci explique que de nombreux auteurs aient parlé d'une structure réticulée du noyau.

Deux paires de chromosomes (fig. 7 *a* et *b*, Pl. I) présentent, par place, une séparation des deux chromosomes homologues. Je ne pense pas qu'il y ait à ce stade clivage des génonèmes. Voici l'explication qui me paraît

la plus plausible : les recherches sur la structure des chromosomes ont établi que chaque chromosome haploïde entrant en conjugaison est constitué par deux génonèmes; dans la conjugaison de deux chromosomes, on doit donc avoir quatre génonèmes et quatre chromomères côte à côte.

Mais le pouvoir séparateur de nos microscopes est insuffisant pour que nous puissions distinguer la dualité de chaque chromosome haploïde. Nous pouvons la constater seulement quand les deux génonèmes s'éloignent quelque peu l'un de l'autre, ce qui a dû avoir lieu dans la préparation considérée ci-dessus.

Chez les larves du même âge (longues de 2 millimètres), les changements de structure dans les noyaux du début des cæcums sont déjà beaucoup plus considérables. On assiste ici à la formation de raies transversales. Ce processus doit avoir lieu de la façon suivante : autour des gènes, dans certaines portions bien définies des génonèmes, il y a accumulation de plus en plus grande de grains isolés de chromatine. Les chromosomes s'allongent sans que le noyau subisse d'accroissement correspondant. Cela amène les chromosomes à se pelotonner et à se recroqueviller sur eux-mêmes. Pour cette raison, les préparations de noyaux à ce stade montrent une disposition enchevêtrée des grains de chromatine (fig. 10, Pl. I).

Par la suite, on assiste à deux processus parallèles : l'accroissement du noyau et l'étirement des chromosomes enlacés, qui viennent se ranger par paires (fig. 11 et 12, Pl. I). Il est évident qu'à la place des chromomères isolés, en forme de grosses granulations, observés dans les stades antérieurs, on a affaire ici à des régions entières du génonème portant des chromomères de dimensions variées. Ces observations cadrent fort bien avec celles de Koltzoff sur le développement des chromosomes dans les oocytes des Amphibiens et des Oiseaux (Koltzoff, 1938).

Il est possible que, suivant la théorie de Koltzoff, dans les chromomères primaires des stades précoces du développement, certaines régions des génonèmes soient enroulées en amas compliqués ; ceci empêcherait l'attraction des lois homologues de deux chromosomes conjugués. Au fur et à mesure du déroulement de ces amas, a lieu l'arrangement de tous les chromomères sur une droite, et en même temps leur séparation. Ceci amène à une conjugaison plus étroite des *loci* homologues ou chromomères de deux chromosomes enlacés, c'est-à-dire à la formation d'une structure rayée transversalement.

La figure 11 (Pl. I) sert à illustrer cet exposé. Elle représente une fraction d'un chromosome disposé à la périphérie d'un noyau situé à l'entrée d'un cæcum de l'intestin moyen (préparation *in toto*).

La disposition des chromosomes rappelle le stade diplotène de la méiose ; on voit que les deux chromosomes homologues sont non seulement rapprochés, mais entrelacés, ce qui détermine la formation de régions élargies et rétrécies dans les chromosomes géants des larves âgées.

Chez les larves de $2^{mm},5$ à 3 millimètres, la formation des raies transversales dans les chromosomes des noyaux des cæcums est terminée. Alors commence l'accroissement des chromosomes déterminé par l'accumula-

tion de chromatine, c'est-à-dire l'accroissement de taille des chromomères. Ce processus devient évident lorsqu'on observe des noyaux voisins sur une même préparation. Si certains noyaux présentent des chromosomes dont le diamètre n'a pas varié depuis la formation des raies transversales (fig. 13, Pl. I), d'autres noyaux, par contre, ont des chromosomes de diamètre double des précédents (1).

La présence de quatre chromomères dans une région élargie du chromosome représenté sur la figure 14 (Pl. I) s'explique ainsi : en ce lieu, les deux génonèmes de chacun des chromosomes homologues se sont éloignés l'un de l'autre, ce qui permet de distinguer deux chromomères sur chacun des deux.

Dans des régions plus étroites, les chromomères s'appliquent l'un sur l'autre et se confondent. J'ai déjà décrit des aspects analogues dans mon mémoire précédent (Frolowa, 1937), traitant de la structure des chromosomes les plus fins des glandes salivaires.

Les raies transversales se forment d'une façon analogue dans les noyaux des glandes salivaires. Le processus s'effectue un peu plus tard, dans les glandes salivaires de larves mesurant $2^{mm},5$ à 3 millimètres, alors qu'il est déjà achevé dans les noyaux des cæcums (fig. 1, Pl. II, est représentée la partie des chromosomes attenant un chromocentre). A l'endroit où les chromosomes homologues ne sont pas entièrement fusionnés, on voit clairement que les raies transversales sont dues à l'accolement étroit des chromomères homologues. La formation des raies transverses est presque simultanée dans tous les noyaux de la glande ; cependant il s'achève d'abord dans la région postérieure et subit quelque retard dans la partie antérieure voisine du disque imaginal. A ce moment, tous les noyaux sont de même taille et présentent des chromosomes extrêmement fins. Ces observations valent non seulement pour *D. hydei*, mais pour d'autres espèces, telles que *D. robusta*, *virilis*, *melanogaster*, *funebris*.

Par la suite, on assiste, comme dans les noyaux des cæcums, à l'accroissement du diamètre des chromosomes. La larve de 3 millimètres ne conserve plus qu'un petit nombre de noyaux à chromosomes fins, à l'avant de la glande, près du disque imaginal (fig. 2, Pl. II). Dans les autres noyaux, le diamètre des chromosomes est sensiblement plus fort, sans que le nombre des chromomères ait varié (fig. 3, Pl. II). Les dimensions du noyau restent aussi presque constantes (14 μ). La microphoto (fig. 1, Pl. VI) montre une partie de la glande salivaire qui a servi à faire les dessins représentés figure 2 (Pl. II) et figure 3 (Pl. II). Le noyau représenté sur le dessin de la figure 3 (Pl. II) est marqué sur la figure 1 (Pl. VI) par une flèche. Nous avons là l'aspect habituel des noyaux de la glande salivaire de *D. hydei*. Ils ne se distinguent des noyaux d'une larve prête à se métamorphoser que par leur petite taille (14 μ) et la finesse de leurs chromosomes.

Par la suite, chez des larves de 4 millimètres, on voit apparaître, parmi les noyaux décrits plus haut, dans la partie inférieure de la glande, des

(1) Sur les deux dessins ne sont figurées que de petites régions des chromosomes.

noyaux isolés, plus volumineux comme le montre la microphoto (fig. 2, Pl. VI). Le diamètre des chromosomes de ce noyau est double de celui des chromosomes des noyaux voisins. Dans certains endroits, par exemple, dans la partie inerte du chromosome X, on observe quatre chromomères côte à côte. Le nombre des gros noyaux augmente peu à peu, et ils finissent par gagner toute la glande (cependant de petits noyaux isolés peuvent se conserver longtemps en certains points de la glande). Quand la larve atteint $6^{mm},7$, la plus grande partie de la glande, qui mesure alors près de 1 millimètre, est parsemée de gros noyaux (diamètre 20 à 22 μ), avec des chromosomes tétravalents. Les petits noyaux à chromosomes bivalents ne se conservent qu'au voisinage du disque imaginal.

J'ai indiqué plus haut que les chromosomes augmentent de taille quand les génonèmes ont achevé de se doubler ; ce fait a une répercussion sur l'accroissement des noyaux. Comme le doublement du nombre des chromomères s'achève plus tôt dans les noyaux du début des cæcums que dans les noyaux des glandes salivaires (fig. 1, Pl. V), les larves de 5 millimètres présentent des noyaux plus gros dans les cæcums que dans les glandes salivaires (28 μ et 20 μ). Pendant la croissance ultérieure de la larve, les noyaux de l'entrée des cæcums atteignent un diamètre de 30 μ (dimension limite, qui ne s'observe que chez les plus grosses larves) ; par contre, on n'observe pas un deuxième doublement du nombre des chromomères. Les préparations au carmin acétique de chromosomes des cæcums, chez la larve en métamorphose, ont permis d'observer quatre chromomères de chaque côté, ce qui fait huit en tout. Ceci permet de considérer les chromosomes de l'entrée des cæcums de l'intestin moyen comme tétravalents.

Après que le nombre des chromomères s'est doublé dans la plupart des noyaux des glandes salivaires, on observe également un accroissement considérable du diamètre des chromosomes et de la taille des noyaux.

L'accroissement débute à l'arrière de la glande et s'étend peu à peu vers l'avant. Dans une larve de 7 millimètres, les noyaux de la partie antérieure ont 28 μ de diamètre, ceux de la partie postérieure 30 μ, c'est-à-dire la taille limite des noyaux des cæcums. Le nombre de chromomères côte à côte n'augmente pas. Pourtant on observe souvent que les noyaux de la région antérieure et de la région postérieure de la glande, sans différer par leur taille, par le diamètre des chromosomes, ni par le nombre des chromomères, diffèrent fortement par la façon dont ils se colorent au Feulgen. Les chromosomes de la partie postérieure se colorent plus intensément et donnent l'impression d'être plus massifs. On pourrait les comparer au chromosome X haploïde du mâle, dont le diamètre n'est pas inférieur à celui des autosomes diploïdes, mais qui se colore beaucoup plus faiblement qu'eux. Il faut remarquer pourtant que le chromosome X diffère des autosomes par le nombre de ses chromomères, alors qu'ici le nombre des chromomères est le même.

Parmi les noyaux à coloration plus sombre de la partie postérieure de la glande, on voit apparaître, dans des larves mesurant 6 à 7 millimètres,

des noyaux plus volumineux, avec des chromosomes très épais, présentant huit chromomères côte à côte sur une rangée transversale. Au fur et à mesure de la croissance larvaire, le nombre de ces noyaux augmente, d'abord dans la région antérieure, puis dans la région postérieure de la glande. On observe une transformation graduelle d'une catégorie de noyaux en une autre.

Chez les larves prêtes à se métamorphoser, les quatre cinquièmes de la glande sont occupés par de très gros noyaux, mesurant jusqu'à 37 μ et présentant des chromosomes avec des rangées de huit chromomères ; ces chromosomes sont donc octovalents. Dans la partie antérieure de la glande, on trouve des noyaux plus petits (30 μ), avec des chromosomes tétravalents. Tout à côté du disque imaginal, on observe parfois de petits noyaux de 20 μ, avec des chromosomes bivalents. Il faut remarquer que les gros noyaux, situés à l'arrière des glandes salivaires, chez la larve au dernier stade de croissance, ont la particularité de se contracter sous l'influence des fixateurs ; les noyaux perdent leur aspect vésiculeux ; l'espace compris entre les chromosomes et la membrane nucléaire s'oblitère de telle façon que cette dernière s'accole à l'amas des chromosomes entortillés sur eux-mêmes. Le protoplasme des cellules perd sa transparence, et toute la glande se racornit et se plisse. Plus la larve est âgée et plus ce phénomène est apparent. Chez les larves qui se nourrissent encore, seuls se contractent les noyaux du tiers postérieur de la glande, et les chromosomes ne sont pas détériorés au point qu'on ne puis se compter leurs chromomères. Chez les larves, au moment de la métamorphose, tous les gros noyaux subissent une contraction, et leurs chromosomes sont groupés en un amas informe. (Les noyaux plus petits de la partie antérieure de la glande demeurent vésiculeux.) Cet état physiologique particulier du noyau, au dernier stade de croissance larvaire, apparait de manière frappante sur les préparations au carmin acétique.

On observe des faits analogues sur les noyaux de l'intestin moyen. Les gros noyaux se contractent également sous l'action de n'importe quel fixateur.

Dans les noyaux du fond des cæcums, de la partie externe du proventricule, et dans l'intestin moyen, les raies transversales des chromosomes se forment au même moment que dans les noyaux des glandes salivaires, c'est-à-dire chez des larves de $2^{mm},5$ à 3 millimètres. Aussitôt après la formation des raies, les chromosomes sont très fins et peu colorables. A mesure que la larve croît, le diamètre des chromosomes augmente sans qu'il y ait doublement du nombre des chromomères dans une même rangée. Chez la larve, au moment de la métamorphose, ces noyaux sont identiques, par leurs dimensions (18-20 μ) et l'épaisseur des chromosomes, aux noyaux bivalents des glandes salivaires, qui se conservent parfois, en petit nombre, chez la larve âgée, au voisinage du disque imaginal.

IV. — DISCUSSION DES DONNÉES DU CHAPITRE PRÉCÉDENT

Toutes les observations relatées dans le chapitre précédent ont trait à *Drosophila hydei*, mais ont été également vérifiées sur des larves de tailles variées de *D. melanogaster*, *funebris*, *virilis* et *robusta*.

Je n'ai observé aucune différence fondamentale dans la taille des noyaux et la dimension des larves, chez qui les chromosomes acquièrent une structure striée. Je me crois donc autorisée à généraliser à tout le genre *Drosophila* les observations faites sur le développement des noyaux à spirème et de leurs chromosomes chez les espèces *D. melanogaster*, *funebris*, *virilis*, *robusta* et *hydei*.

L'étude du développement des noyaux des très jeunes larves confirme l'hypothèse exposée dans mon travail précédent sur la structure des chromosomes des glandes salivaires (Frolowa, 1937, fig. 3 *d*, *e*). Les chromosomes, dans les noyaux à spirème, à quelques organes qu'ils appartiennent, sont formés, chez la jeune larve de Drosophile, par l'entrelacement de deux chromosomes haploïdes, constitués chacun par deux génonèmes parallèles. Ces chromosomes bivalents ne comprennent donc que quatre génonèmes et, par conséquent, quatre chromomères dans la même rangée. On ne peut distinguer les quatre chromomères que dans les régions élargies des chromosomes, où ils ne se recouvrent pas l'un l'autre ; le plus souvent on n'en distingue que deux.

Au moment de la formation des raies transversales dans les chromosomes, le diamètre de ceux-ci est variable selon les organes de la larve, bien que le nombre des chromonémas reste constant (1). A mesure que croît la larve, les noyaux augmentent de taille, et le diamètre de leurs chromosomes croît, sans que le nombre des chromonémas se trouve doublé. Par la suite, on observe le doublement des chromonémas dans les noyaux des glandes salivaires et au début des cæcums. Dans les tubes de Malpighi, dans le fond des cæcums et dans d'autres organes, les chromosomes restent bivalents, bien que leur diamètre double et que le diamètre des noyaux atteigne jusqu'à 18-20 μ. Lors de l'apparition des raies transversales dans les chromosomes, le diamètre des noyaux de la glande salivaire est d'environ 14 μ. Quelques noyaux bivalents peuvent se sonserver près du disque imaginal, dans les glandes salivaires de la larve, prête à se métamorphoser ; cependant, dans ce cas, le diamètre des chromosomes a doublé, sans doublement du nombre des chromonémas, et la taille des noyaux peut atteindre 20 μ. On peut expliquer l'accroissement des chromosomes par la formation de nouvelles molécules d'acide thymonucléique, par l'augmentation de taille des chromomères et peut-être par l'accumulation d'une substance intercalaire entre les génonèmes (*chromoplasma* de Koltzoff).

(1) Dans mon mémoire précédent (Frolowa, 1937), j'ai défini le chromonéma comme formé par la réunion du génonème et des chromomères ; je crois plus exact de sous-entendre, sous le nom de chromonéma, également le chromoplasme qui entoure le génonème.

L'accroissement du diamètre des chromosomes et de la taille des noyaux a lieu non seulement après l'apparition de la striation transverse, mais aussi après le doublement du nombre des chromonémas, phénomène qui a lieu, pendant la vie larvaire, deux fois dans les noyaux des glandes salivaires (larves de *D. hydei*, de 4 à 6 millimètres et du dernier âge) et une fois dans les noyaux des cæcums (larves de $3^{mm},5$ à 4 millimètres).

Le doublement du nombre des chromomères doit être précédé par le clivage en deux des génonèmes. Dans une série de travaux, Koltzoff émet l'hypothèse que le génonème est formé de molécules albuminoïdes ne pouvant se cliver qu'après un processus d'assimilation analogue à celui de la cristallisation. « Dans certaines conditions physico-chimiques, la molécule du génonème peut sécréter, à partir des ions de la solution environnante, une autre ou d'autres molécules semblables et se transformer en un amas de molécules identiques égal à une micelle de taille limite pour les conditions données. Si les conditions physico-chimiques changent brusquement, l'équilibre du cristallite est altéré, et il peut se scinder en deux : le génonème se clive suivant sa longueur. » (Koltzoff, *Journ. Biol.*, t. IV, f. 5, p. 759, 1938.)

Pendant la formation du nouveau génonème et l'accumulation de chromatine, autour des localisations des gènes, le nombre des chromomères reste le même en apparence. L'aspect obtenu est ce que Painter appelle l' « hypertrophie des chromomères ». Le diamètre des chromosomes ne s'accroît sensiblement pas, mais ils prennent plus intensément le Feulgen et, pour cette raison, semblent plus gros. Cela explique la différence de coloration observée entre les noyaux de l'avant et de l'arrière de la glande salivaire, alors que la taille et le diamètre des chromosomes ne diffèrent que fort peu. Nous avons observé ce fait à la fin de l'avant-dernier stade larvaire. Dans les noyaux, plus sombres, de la région postérieure a lieu l'évolution qui aboutira au nouveau clivage des génonèmes. Au milieu de ces noyaux de type intermédiaire, présentant des chromosomes sombres, on voit apparaître des noyaux plus volumineux avec un nombre double de chromomères, qui ont déjà subi le processus de clivage. On peut comparer ce clivage à celui du chromosome en deux chromatides dans la prophase somatique (Telezynski, 1930-1931). Lorsque les chromatides s'éloignent l'une de l'autre, chacune se trouve constituée par l'entrelacement de deux chromonémas. Nous observons la même chose pour les glandes salivaires : après clivage des deux chromonémas constitutifs d'un même chromosome haploïde, les deux paires de chromonémas nouvellement formées s'éloignent l'une de l'autre, et chacune s'entortille, comme si elles étaient enroulées dans des sens opposés. Pendant ce processus, le chromosome reste enroulé avec son homologue. Il est possible que ce dernier enroulement conditionne la dimension des spires, c'est-à-dire la constance des segments élargis et rétrécis dans le chromosome. Pendant la séparation et l'enroulement des chromonémas, le diamètre des chromosomes double. Le nombre des chromomères se trouve également doublé. Ensuite, le diamètre du chromosome augmente encore quelque

peu, par accumulation de chromatine et peut-être de chromoplasme.

Ce processus a lieu deux fois dans les glandes salivaires des Drosophiles, trois ou quatre fois chez *Simulia*, selon PAINTER et GRIFFIN, et un nombre de fois encore plus grand chez *Chironomus*, *selon toute probabilité*.

V. — DÉVELOPPEMENT DE NOYAUX DU TYPE DE CEUX DES GLANDES SALIVAIRES, DANS UNE SÉRIE D'AUTRES ORGANES LARVAIRES

1° Noyaux des cellules du corps adipeux.

Chez la larve de *D. hydei* aussitôt après l'éclosion, les noyaux du corps gras ont un diamètre de 3 μ; ils sont un peu plus petits que les noyaux des glandes salivaires (4 μ). Ils restent plus petits jusqu'au moment où les chromosomes acquièrent leur striation transversale. A première vue, chez les larves de 1mm,5 à 2 millimètres, la différence essentielle entre les noyaux des glandes salivaire et ceux du corps gras réside dans le fait que ces dernières ont l'aspect de vésicules claires, avec un nucléole et un chromocentre reliés entre eux. On ne distingue que très difficilement le nombre haploïde de filaments très pâles convergeant vers le chromocentre, alors que, dans la glande salivaire d'une larve de même taille, les chromosomes semblent formés de deux filaments entrelacés, avec des chromomères bien distincts (fig. 6 et 7, Pl. I).

Chez les larves de 3 millimètres, au moment où se forme la striation transversale des chromosomes, les noyaux du corps gras deviennent aussi gros que ceux des glandes salivaires. Ils continuent à croître, au fur et à mesure de la croissance larvaire, bien que, pendant un certain temps, leurs chromosomes restent pâles et fins. Par la suite, le diamètre des chromosomes du corps gras augmente sans que le nombre des chromonémas soit doublé ; chez des larves de 5 à 6 millimètres, il devient égal à celui des chromosomes des noyaux bivalents situés dans la partie antérieure des glandes salivaires. Cependant, à ce moment, le diamètre des noyaux du corps gras atteint 30 μ ; ils sont donc une fois et demie plus gros que les noyaux des glandes salivaires, et cela bien qu'au même moment les chromosomes des glandes salivaires soient devenus tétravalents.

Par la suite, les noyaux du corps gras cessent de croître, alors que ceux des glandes salivaires subissent un accroissement notable après le deuxième clivage des génonèmes et le deuxième doublement des chromomères. C'est pourquoi, chez les larves au dernier stade, les noyaux du corps gras sont de nouveau plus petits que ceux des glandes salivaires.

La forte augmentation des dimensions des noyaux du corps gras est due à leur gonflement. La figure II représente deux noyaux pris dans la même préparation *in toto* du corps gras d'une grosse larve de *D. hydei*. Les noyaux donnent l'impression de vésicules claires ; si l'on fait la mise au point microscopique sur le chromocentre, celui-ci semble entouré par

un espace vide, les chromomères étant disposés sur le pourtour du noyau. Après examen minutieux, on arrive à distinguer des filaments longs et minces reliant les extrémités proximales des chromosomes au chromocentre. Le chromocentre n'appuie pas sur le nucléole, comme il semble le faire dans certains noyaux, mais lui est relié par un filament ; c'est l'aspect habituel des noyaux à spirème de *D. hydei*. Dans les noyaux moins

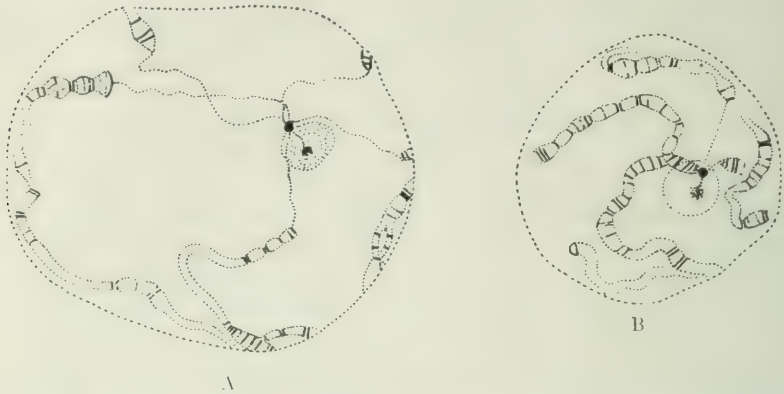


Fig. II. — Deux noyaux du corps adipeux d'une grande larve de *Drosophila hydei* (× 2480)

gonflés, qui, pour cette raison, semblent plus sombres, les extrémités des chromosomes sont plus proches du chromocentre (fig. 2 *b*).

Dans la plupart des noyaux du corps gras de la larve âgée, les chromosomes restent aussi fins que dans les noyaux des glandes salivaires, situés près du disque imaginal, dans lesquels on n'observe pas de doublement des génonèmes ; cependant on rencontre des noyaux contenant un nombre double de chromomères, surtout dans la partie postérieure de la larve. Les uns et les autres se trouvent souvent côte à côte et ne se distinguent pas toujours par leur volume. Les deux sortes de noyaux (bivalents et tétravalents) ont été également décelées sur des préparations du corps gras de la larve âgée, faites au carmin acétique.

Chez d'autres espèces de Drosophiles (*D. melanogaster*, *robusta*, *funebris*), le gonflement des noyaux provoque un allongement considérable des chromosomes, qui sont peu colorables ; cependant leurs extrémités proximales sont plus rapprochées les unes des autres ; nous n'avons pas eu l'occasion d'observer de longs filaments reliant les extrémités proximales des chromosomes au chromocentre, comme cela a lieu chez *D. hydei*.

2° Noyaux des cellules trachéales.

Nous savons que les noyaux des trachées, dans les imagos de Diptères, sont tétraploïdes (Frolowa, 1926-1929). Chez les larves en métamorphose, les disques imaginaux sont disposés au début des ramifications fines des

trachées, ou même sur toute leur longueur. J'ai réussi à observer des mitoses dans les petites cellules imaginales sur les coupes et sur les préparations *in toto*, chez diverses espèces de Drosophiles. Dans tous les cas, j'ai observé un nombre tétraploïde de chromosomes.

Ces noyaux ont pu devenir tétraploïdes, ou bien dans l'œuf, lors de la formation des trachées, ou bien après l'éclosion de la larve, lors de la formation des disques imaginaux à partir de cellules ayant gardé leurs caractères embryonnaires. Dans le premier cas, tous les noyaux des trachées seraient tétraploïdes ; c'est la question que je me suis proposée de résoudre en suivant leur développement.

Il semblerait que l'étude du développement des noyaux soit plus simple dans les trachées que dans les autres organes, car, dans les troncs trachéens de calibres différents, on observe des noyaux de dimensions variées à tous les stades du développement.

Cependant l'observation de ces noyaux est rendue difficile, parce que les cellules des trachées (et par conséquent leurs noyaux) subissent un aplatissement important pendant la croissance des troncs trachéens. Les chromosomes, qui se disposent à la périphérie du noyau sphérique, sont ici tous situés dans un même plan, ce qui crée un aspect de filaments enchevêtrés, surtout dans les stades jeunes, avant que ne se forme la striation transversale des chromosomes. Il est impossible de compter le nombre des chromosomes dans ces conditions.

Après formation de l'aspect « spirème » dans les noyaux des grosses larves, j'ai pu, sur des noyaux moins aplatis des gros troncs trachéens, observer la disposition typique, autour du chromocentre, du nombre haploïde des chromosomes. Mais je n'ai pu voir si chacun d'eux est formé par la réunion de deux ou de quatre chromonémas (1). On observe des noyaux non aplatis à la base des stigmates antérieurs chez la larve au dernier stade. Sur le trajet des gros troncs trachéens, on observe des noyaux de dimensions variées, à tous les stades de développement, depuis les noyaux où la situation transversale des chromosomes n'est pas encore réalisée jusqu'à des noyaux avec un nombre doublé de chromomères. Je n'ai observé aucune particularité dans le développement des ces noyaux. Aussitôt après formation de la striation transversale, les chromosomes sont si fins qu'ils ne peuvent être que bivalents.

Tout ce qui précède laisse à penser que les noyaux des trachées de la larve de Drosophile proviennent de noyaux diploïdes.

Par conséquent, c'est la deuxième hypothèse qui rend compte de la formation de noyaux tétraploïdes : chez la très jeune larve, un petit nombre de cellules à caractères embryonnaires double le nombre de ses chromosomes pendant les premières mitoses. C'est la multiplication des cellules tétraploïdes qui donne naissance aux disques imaginaux des trachées de la grosse larve.

(1) « Chromosomes » dans le texte russe. Mais ce doit être une « coquille ». (*N. D. L. T.*)

3° Noyaux des cellules des tubes de Malpighi.

Dans les noyaux des tubes de Malpighi, des grosses larves et des imagos, on observe des noyaux du type « spirème », de petite taille, avec des chromosomes très fins. Les préparations les plus faciles à faire au carmin acétique sont celles des tubes de Malpighi de l'imago. Sur ces préparations, on observe des aspects semblables à celui que je représente dans le dessin 2 *d* de mon travail de 1937 : de très fins chromosomes qui doivent être bivalents, car c'est seulement dans la partie dilatée des chromosomes que l'on observe plus de deux chromomères dans la même rangée. Par conséquent, dans ces noyaux, il ne se produit pas de doublement du nombre des génonèmes pendant la vie larvaire, et les structures de la larve sont pleinement conservées chez l'imago. Ceci prouve que les tubes de Malpighi ne subissent pas d'histolyse.

VI. — STRUCTURE DES NOYAUX « MÉTABOLIQUES » DANS D'AUTRES ORGANES LARVAIRES

En plus des organes étudiés plus haut (glandes salivaires, intestin moyen, corps adipeux, tubes de Malpighi et trachées), on peut observer des noyaux à « spirème » dans presque tous les organes des grosses larves de Drosophile : rectum, hypoderme, muscles, œnocytes, parois du pharynx et même parfois ganglions nerveux.

On n'observe pas de striation transversale des chromosomes dans les organes suivants : disques imaginaux, qui conservent leurs caractères embryonnaires, intestin antérieur, organes génitaux, cellules péricardiales, glande en anneau, cellules sanguines.

Je trouve nécessaire d'examiner plus particulièrement la structure des noyaux d'organes dont les chromosomes n'ont pas de striation transversale.

1° Noyaux des cellules de la glande en anneau.

Les larves de Diptères possèdent un organe qui a été décrit pour la première fois par Weissmann (1884), sous le nom d'organe en guirlande (*Guirlandeformigerzellenstang*). C'est un anneau pas tout à fait fermé, ou plutôt une guirlande de cellules à deux noyaux. Cette guirlande entoure l'œsophage directement en avant du proventricule, et elle est en connexion avec le corps adipeux des deux glandes salivaires (Pl. V). Le rôle de cet organe est resté inconnu jusqu'à ces derniers temps, bien qu'on lui ait attribué une fonction glandulaire (Kovalevsky, 1886-1887, et Keilin, 1924). Les travaux de Hadorn (1937, *a*, *b*) ont établi que la « glande en anneau », comme il l'appelle, joue un rôle dans la métamorphose de la

larve et doit être considérée comme une glande à sécrétion interne. Cette glande se trouve, chez la larve, disposée sur le ganglion œsophagien, parce que la partie du tube digestif située en bas et en arrière du ganglion et entourée par la glande se recourbe dorsalement. A la dissection, on découvre qu'il n'existe pas de connexion entre la glande et les ganglions nerveux (fig. 1, Pl. V). Les cellules de la glande en anneau possèdent deux noyaux chez les larves qui viennent d'éclore. Ces noyaux s'accroissent très graduellement et faiblement à mesure de la croissance larvaire. On ne peut parler d'une augmentation sensible de taille de ces noyaux et des cellules elles-mêmes que chez les larves du dernier stade. A ce moment, ils sont comparables par leur structure et leurs dimensions aux noyaux des glandes salivaires d'une larve de $2^{mm},5$. On distingue clairement à ce moment six paires de filaments enlacés deux par deux, avec des chromomères disposés symétriquement. Les filaments convergent vers un chromocentre (fig. 6, Pl. II). On observe une structure à peu près analogue dans les noyaux du pharynx de larves d'âges variés, jusqu'à la métamorphose, ainsi que dans les noyaux de l'œsophage (fig. 10, Pl. II).

2° Noyaux des cellules des ganglions nerveux.

Dans les ganglions sus- et sous-œsophagiens, il faut distinguer deux sortes de cellules : les unes très petites, à structure difficilement observable, et les autres très grosses ou *neuroblastes*. Au moment de la métamorphose, il n'y a pas de mitoses dans les ganglions nerveux. C'est pourquoi les noyaux du plus grand nombre des neuroblastes de la larve en voie de métamorphose se trouvent au stade de repos. J'ai représenté deux de ces noyaux dans la planche II (fig. 11 et 12). On y observe une structure qui ressemble beaucoup à ce qui a été décrit dans les noyaux des glandes salivaires des très jeunes larves. Des filaments pâles, portant un nombre peu élevé de chromomères, sont disposés d'une façon désordonnée, s'entrecroisant et donnant l'impression d'un noyau réticulé. Mais il suffit de centrer le microscope sur le chromocentre pour qu'apparaisse leur orientation régulière. Le nombre des filaments doubles, convergeant vers le chromocentre, correspond au nombre haploïde des chromosomes. Le chromocentre est relié au nucléole, situé au centre du noyau.

3° Noyaux des cellules des disques imaginaux.

Les dimensions des noyaux de la plupart des cellules des disques imaginaux sont si petites qu'il est tout à fait impossible de reconnaitre leur structure intime. On ne peut y distinguer que le chromocentre, qui se colore fortement par la méthode de Feulgen. Mais les noyaux des disques maginaux des glandes salivaires ou des amas de cellules embryonnaires de l'intestin moyen sont sensiblement plus grands.

Parmi ces cellules, il est indispensable de distinguer celles qui continuent à se multiplier, et dont les noyaux se trouvent par conséquent en interphase, de celles qui ne subiront plus de mitoses et vont donner directement des cellules imaginales (les noyaux de la deuxième catégorie étant plus gros que ceux de la première catégorie). Nous en trouvons sur le pourtour du disque imaginal de la glande salivaire, aussi bien du côté de la glande que du côté pharynx (fig. 9, Pl. II). Par leur structure, ils rappellent les noyaux des glandes salivaires de *Dr. repleta*, mesurant $0^{mm},6$ à $0^{mm},7$, aussitôt après l'éclosion. Les petits noyaux du centre du disque imaginal doivent avoir la même structure ; en plus du chromocentre, on peut distinguer des filaments pâles qui s'en éloignent. On arrive parfois à les compter et à voir qu'ils sont en nombre haploïde (fig. 8, Pl. II). Parmi les cellules de l'épithélium de l'intestin moyen des petites larves, on trouve, dissiminées, de toutes petites cellules embryonnaires où on ne voit distintement que le chromocentre. Ces cellules se multiplient et, chez les larves d'âge moyen, on observe déjà des amas d'épithélium de remplacement, avec des noyaux de calibres différents. Continuent à se multiplier seulement les toutes petites cellules, et les divisions sont surtout fréquentes chez la larve du dernier stade. Comme l'a montré Kovalevsky en 1887, ces groupes isolés de cellules de remplacement se réunissent chez la nymphe, formant l'épithélium imaginal que remplacera l'épithélium larvaire. La structure des noyaux les plus volumineux des cellules de remplacement de l'intestin moyen de *D. hydei* (larve en métamorphose) est représentée par la figure 7 (Pl. III). On y compte facilement le nombre haploïde de chromosomes. C'est un aspect qui rappelle beaucoup les noyaux des glandes salivaires ou de l'intestin des jeunes larves. La présence d'un chromocentre vers lequel convergent les chromosomes permet de distinguer la structure de ces noyaux. Autrement cette structure serait un réseau désordonné. Ces noyaux sont plus étroits que les noyaux de l'intestin de l'imago.

VII. — STRUCTURE DU NOYAU DES DIFFÉRENTS ORGANES DE L'IMAGO DES *D. HYDEI*, *MELANOGASTER*, *ROBUSTA*, *FUNEBRIS*.

La plupart des organes larvaires subissent une histolyse, et les organes de l'imago se forment à partir des disques imaginaux. Quelques organes larvaires ne subissent pas d'histolyse : parmi eux, on peut distinguer deux groupes : les organes dont les cellules subissent des mitoses chez la nymphe (ganglions nerveux, par exemple) et ceux dont les cellules n'en subissent pas. Dans les noyaux des organes de la dernière catégorie, on peut s'attendre à dévouvrir chez l'imago la structure qui a été décrite chez la larve. Parmi ces organes, il faut surtout citer les tubes de Malpighi, seuls organes de l'imago présentant des noyaux du type des glandes salivaires. C'est parmi ces organes, à mon avis, que se classent une partie des noyaux de l'intestin moyen de l'imago, à savoir les noyaux les plus volumineux,

ceux dont la croissance était déjà réalisée dans la larve. Les figures 5 et 6 (Pl. III) représentent deux noyaux de l'intestin moyen de *D. hydei*, et les figures 3 et 4 (Pl. III) deux noyaux des cellules du mésentéron de *D. melanogaster*. D'après leur structure, ces noyaux se distinguent peu des gros noyaux du mésenteron de la larve en métamorphose (fig. 7, Pl. III), des noyaux de la dilatation de l'intestin moyen (fig. 10, Pl. II) et des noyaux de la glande salivaire des larves de *D. hydei* mesurant 1mm,5 à 2 millimètres (fig. 6 et 7, Pl. I).

Les noyaux plus petits de l'intestin de l'imago doivent provenir sans doute des noyaux qui se sont divisés au stade nymphal (fig. 1 et 2, Pl. III).

Ils sont semblables aux noyaux des glandes salivaires des très jeunes larves de 0mm,5 à 0mm,7, de *D. hydei*, bien qu'ils se rapportent à une autres espèce de Drosophile (fig. 3, Pl. I).

Enfin c'est parmi les organes de cette dernière catégorie que nous devons classer les cellules binucléées de la glande annulaire. On considère généralement l'anneau de Weissmann comme un organe larvaire. Ce point de vue est fondé sur le travail de Kovalevsky sur la phagocytose (1886-1887) et a été rendu classique par la monographie de Kükenthal (*K. Handbuch der Zoologie*, 1926-1932). Keilin (1924) indique également que les « néphrocytes ventraux » (nom qu'il donne à cet organe) subissent une histolyse chez la nymphe. En disséquant le thorax des imagos de *D. hydei*, *funebris*, *robusta*, *melanogaster*, j'ai mis en évidence la présence de cellules binucléées. Sur des préparations épaisses de 20 μ, j'ai pu établir que ces cellules sont disposées en anneau autour du proventricule et du vaisseau dorsal, dorsalement par rapport au ganglion sous-œsophagien. De cette façon, leur position chez l'imago est comparable à la position de l'organe annulaire de la larve, mais, chez l'imago, les cellules sont moins serrées les unes contre les autres. Je les ai mises en évidence également sur des préparations *in toto* du tube digestif. Leurs noyaux ressemblent par leurs dimensions et leur structure à ceux des cellules de la glande annulaire larvaire, au dernier stade. Cette similitude est particulièrement nette lorsqu'on compare les cellules binucléées de l'imago de *D. robusta* (fig. 7, Pl. II) et de la larve de cette même espèce (fig. 6, Pl. II). La petite différence qu'on peut observer dans les dimensions de ces noyaux s'explique par le fait qu'aussi bien chez les larves que chez les imagos tous les noyaux ne sont pas de dimensions identiques.

Il va sans dire que la glande en anneau ne subit pas d'histolyse et se conserve chez l'imago sans modifications importantes. Je considère que mes observations sont assez probantes pour que l'on renonce à considérer la glande annulaire comme un organe larvaire. Il est vraisemblable que la glande annulaire des Diptères joue un rôle encore non élucidé au moment de la métamorphose comme glande à sécrétion interne. De même, la thyroïde des Amphibiens, en plus du rôle qu'elle joue au moment de la métamorphose, conserve un rôle de glande à sécrétion interne chez l'adulte.

Nous allons passer à l'étude des noyaux des organes formés par histogenèse à partir des disques imaginaux au moment de la période nymphale.

Les noyaux des œnocytes de l'imago rappellent par leur structure ceux de divers organes de la larve qui vient d'éclore. Ce sont des noyaux vésiculeux avec de petits grains de chromatine près de la surface et un gros chromocentre relié par un filament au nucléole (fig. 8 et 9, Pl. III). Quand le microscope est mis au point sur la surface, on distingue dans les noyaux assez volumineux le nombre haploïde de fins chromosomes convergeant vers le chromocentre et disposés sur la périphérie du noyau. Les différentes espèces ne se distinguent que par le nombre de chromosomes de leurs œnocytes et la forme de leur chromocentre.

Chez *D. funebris*, le chromocentre est très gros et formé de plusieurs parties, ce qui est facilement visible, quand le noyau affecte une position favorable (fig. 10, Pl. III).

Les noyaux du corps gras imaginal des *D. hydei* et *D. funebris* (fig. 11, 12 et 13, Pl. III) sont plus gros que les noyaux des œnocytes et prennent une teinte plus sombre au Feulgen (fig. 13, 15, 16 et 17, Pl. III). Aucun doute que les filaments doubles, avec des chromomères disposés symétriquement, soient des chromosomes homologues conjugués. Dans les noyaux des glandes salivaires de la Mouche adulte, on observe des aspects semblables à ceux que nous avons vus dans les noyaux du corps gras (fig. 18, Pl. III). Ainsi, nous avons noté, dans les noyaux des organes imaginaux, des aspects très analogues à ceux qui se voient dans le noyau des jeunes larves : un gros chromocentre relié par un filament au nucléole ; sur la surface du noyau sont disposés par paires des chromosomes filamenteux. Par leurs extrémités proximales, ils convergent vers le chromocentre.

Dans les noyaux qui se colorent particulièrement mal, ainsi, par exemple, dans les œnocytes de l'imago et les cellules de l'intestin moyen de la larve qui vient d'éclore, les chromosomes sont constitués par des filaments albuminoïdes ou génonèmes. On ne les distingue que difficilement grâce à leur réfringence. Ils commencent à devenir plus apparents, lorsque la chromatine se condense sur certaines parties du génonème. Plus le noyau est volumineux et plus l'accumulation de chromatine est importante, ce qui fait apparaître les chromosomes en relief. Dans les gros noyaux de l'imago, il n'y a pas de doute que les chromosomes soient disposés par paires et entrelacés deux par deux.

Cependant, dès que l'on a perdu l'orientation des chromosomes vers le chromocentre, le noyau semble présenter l'aspect réticulé décrit par Bogojavlensky et Dawydoff. Si les noyaux des glandes salivaires des grosses larves peuvent être comparés au stade spirème, les noyaux des jeunes larves, avant la formation de la striation transverse des chromosomes, ainsi que les noyaux des imagos, apparaissent comme des « noyaux au repos » typiques. Cependant il n'est pas possible de faire une discrimination nette, pour les noyaux des glandes salivaires, entre ceux des petites et ceux des grosses larves : ils sont reliés par une série d'intermédiaires.

Dans la structure des noyaux des imagos et des jeunes larves, nous reconnaissons facilement l'orientation des chromosomes caractéristique de

la télophase et décrite pour la première fois par Rabl en 1885, dans les noyaux épithéliaux de l'Axolotl.

Le maintien de la même orientation, pendant la prophase de la mitose suivante, prouve que cette orientation avait persisté aussi pendant l'interphase, ce qui démontre bien l'individualité des chromosomes.

Le manque de preuves directes de la conservation des chromosomes dans le noyau au repos, l'impossibilité de les voir pendant ce stade, ont toujours été l'objection principale à la doctrine de l'individualité des chromosomes : toutes les discussions au sujet de l'individualité des chromosomes seraient inutiles s'il était possible d'observer les chromosomes au stade de repos, ainsi que le dit Boveri dans sa polémique avec Fick (Boveri, 1909). Cette étude, me semble-t-il, a montré qu'il est possible de voir des chromosomes au stade de repos dans les noyaux des très jeunes larves et des imagos de Drosophile et que ces chromosomes conservent la même orientation et la même disposition par paires qu'ils avaient à la télophase. Cette disposition des chromosomes ne change pas pendant l'accroissement du noyau et sa transformation en noyau du type spirème. Les noyaux des glandes salivaires de la larve en métamorphose sont reliés par des transitions insensibles aux noyaux de la télophase de la dernière mitose. Toutes les différences que l'on observe sont liées à l'accroissement et au changement de dimensions des noyaux.

VIII. — DÉVELOPPEMENT DES « PARTIES INERTES » DES CHROMOSOMES

Cette étude serait incomplète si je ne considérais pas le développement des parties inertes des chromosomes dans les noyaux des glandes salivaires de la larve. Les portions hétérochromatiques des chromosomes sont disposées à l'extrémité du fuseau, c'est-à-dire à l'extrémité proximale des chromosomes filamenteux et des deux côtés du resserrement cinétique des chromosomes à deux coudures. Les parties inertes se touchent étroitement pendant la télophase et, d'après Heitz (1933 *a* et *b*), se ramassent en formant le chromocentre du noyau au repos.

La taille du chromocentre dépend directement de la quantité totale d'hétérochromatine de tous les chromosomes. Si le chromocentre du noyau au repos est bien réellement formé par la réunion des régions hétérochromatiques des chromosomes, on devrait constater, pendant la formation des noyaux à spirème, le développement des parties inertes du chromosome aux dépens du chromocentre, autrement dit, voir le chromocentre se résolvant en les éléments inertes dont la réunion l'avait formé.

Cependant les dimensions des parties inertes des chromosomes ne sont pas toujours les mêmes au stade métaphase ou au stade « spirème » dans les glandes salivaires. C'est ainsi que, chez *D. hydei*, un coude entier du chromosome X manque dans les glandes salivaires. Chez *D. robusta*, la partie inerte du chromosome X dans les glandes salivaires est très faible.

bien qu'au stade de la mitose somatique l'hétérochromatine occupe la moitié de chaque coude dans le gros chromosome. Au contraire, chez *D. funebris*, la partie inerte du chromosome X est grande, non seulement dans les chromosomes au stade de métaphase, mais également dans les glandes salivaires. Pour ces raisons, j'ai considéré comme le plus commode de commencer l'étude des parties inertes par *D. funebris*, car cela se ramenait à l'étude du développement de la partie inerte du chromosome X, les autosomes ne possédant pas de partie inerte.

1° « Drosophila funebris ».

Dans les noyaux au repos des différents organes de l'imago et des jeunes larves de *D. funebris*, le chromocentre est beaucoup plus grand que chez *D. hydei*. En général, il est composé de plusieurs parties (fig. 11, 12, 13 et 14, Pl. III), et on observe deux ou parfois quatre filaments reliant le chromocentre au nucléole. Dans les noyaux des glandes salivaires des larves mesurant $2^{mm},5$, le chromocentre ne paraît arrondi que selon une certaine orientation du noyau. En réalité, il est allongé et se compose de chromomères disposés sur deux rangs (fig. 19, Pl. III). Parfois, à la place du chromocentre, on observe deux filaments sombres entrelacés, avec des chromomères disposés symétriquement (fig. 20, Pl. III). La partie distale de cette formation de remplacement du chromocentre se transforme en deux filaments pâles entrelacés, avec des chromomères faiblement colorés.

Il n'y a pas de doute que nous avons là les parties hétérochromatique et euchromatique du chromosome X. Vers la partie proximale de la portion hétérochromatique du chromosome X, convergent quatre paires d'autosomes, ou plutôt de génonèmes porteurs de chromomères, recourbés tant de fois qu'on a l'impression de quatre écheveaux parsemés de grains. Il est très difficile de distinguer à ce stade le petit autosome VI. On distingue toujours une liaison entre le chromocentre et le nucléole, mais je n'ai jamais vu plus d'un seul filament de liaison.

Au stade suivant, chez des larves mesurant 3 millimètres, dans la plupart des noyaux de la glande salivaire, les chromosomes ont déjà acquis leur striation transversale, mais sont encore très fins. Cependant, à l'avant de la glande, au voisinage du disque imaginal, la formation de cette striation n'est pas encore achevée (fig. 21, Pl. III). On distingue clairement le nombre haploïde des chromosomes convergeant en un même point. Chacun est formé par deux filaments entrelacés, portant des chromomères enfilés tout du long. On distingue facilement la partie inerte du chromosome X à sa coloration sombre et à ses gros chromomères.

Le segment inerte se partage, par un étranglement, en une partie proximale et en une partie distale. Sur la portion distale, les chromomères sont disposés de façon désordonnée. Ceci s'explique par le fait que les génonèmes, à cet endroit, décrivent des courbures, tout comme, sur la figure 20 (Pl. III), forment des courbures les génonèmes de tous les autosomes.

Par suite de cette disposition, on observe des régions entières parsemées de chromomères d'une façon désordonnée. Dans les noyaux de la glande salivaire où la striation transversale du chromosome est déjà formée, la partie inerte du chromosome X est fortement allongée. Dans la plupart des noyaux, on ne voit que les chromomères disposés sur deux rangées. Cependant, en réalité, il existe deux chromosomes entrelacés, avec des chromomères disposés symétriquement, comme on peut le voir clairement sur la figure 22 (Pl. III). Il n'est pas douteux qu'au moment du doublement des génonèmes dans les parties euchromatiques des chromosomes, ce processus a lieu également dans les parties hétérochromatiques du chromosome X. En effet, chez les grosses larves, le nombre de chromomères d'une rangée de la partie inerte du chromosome X est double du nombre normal. La liaison entre le chromocentre et le nucléole observée dans les noyaux au repos se conserve, comme nous l'avons vu, dans les glandes salivaires, avec cette différence que nous n'avons jamais observé plus d'un filament dans les noyaux des glandes salivaires. A mesure que le chromocentre se transforme en partie hétérochromatique du chromosome X, il devient évident que le nucléole se trouve au voisinage immédiat de cette dernière. Pour une certaine position du noyau, la partie inerte du chromosome X semble appuyer sur le nucléole (fig. 21, Pl. III). Pour une autre position, on voit que part, du milieu de la partie inerte du chromosome X, un filament allant vers le nucléole et semblant le tirer vers le chromosome (fig. 22, Pl. III). On observe, de même, que le nucléole est tout près de la partie inerte du chromosome X, dans les préparations nucléaires de glandes salivaires et de corps gras, faites avec de *grosses* larves de *D. funebris*. Sur des préparations, au carmin acétique, de larves en métamorphose, on a pu observer (comme le rapporte Tiniakov, 1936) que le filament qui va vers le nucléole part de deux corpuscules sombres, situés sur l'étranglement de la partie inerte, aux deux tiers de l'extrémité proximale, étranglement qui correspond sans doute au deuxième étranglement du chromosome à la métaphase. Ces deux corpuscules se distinguent des chromomères par leurs dimensions plus volumineuses et leur coloration plus intense. Je n'ai pas eu l'occasion d'observer sur ces préparations de liaison entre les autosomes et les nucléoles.

2° « Drosophila melanogaster ».

Il est bien plus difficile d'étudier le développement des parties inertes des chromosomes dans les noyaux de *D. melanogaster* que dans ceux de *D. funebris*. J'ai représenté, figure 1 (Pl. IV), le noyau d'une glande salivaire d'une larve mesurant $1^{mm},5$ à 2 millimètres. On y voit très distinctement, comme dans les noyaux de l'intestin de l'imago, le chromocentre. Il n'est pas tout à fait d'une seule pièce et semble se partager en fragments; il est relié au nucléole. Chez la larve en métamorphose, il ne se conserve pas de chromocentre compact. A sa place, on observe un amas

formé par la réunion des parties inertes de tous les chromosomes.

Nous trouverons une description détaillée de ce type de chromocentre chez *D. melanogaster*, dans le travail de Mme Prokofieva-Belegovska (1937). En mettant au point sur la surface du noyau, dans une préparation *in toto* de glandes salivaires d'une grosse larve, on observe des aspects semblables à la description de Mme Prokofieva-Belegovska. Je ne me suis pas imposé de rechercher le détail de ces aspects, car, venant après le travail de Mme Prokofieva, cela n'avait pas de sens. D'ailleurs, c'était impossible sur mes préparations. Il est possible que le dessin de la figure 3 (Pl. IV) ne soit pas tout à fait exact, car je n'y ai pas noté tous les chromomères. Je l'ai produit en grande partie pour montrer la relation avec le nucléole, qui disparaît sur les préparations au carmin acétique. Sur les préparations *in toto* de la glande salivaire, principalement lorsque le chromocentre est situé de côté, on a toujours l'occasion d'observer sa liaison avec le nucléole. Le nucléole représenté figure 3 (Pl. IV) se trouve en réalité plus enfoncé dans le noyau que cela n'apparaît sur le dessin. Je n'ai pu établir dans aucun noyau l'emplacement exact du départ du filament reliant le nucléole au chromocentre. Dans les noyaux des glandes salivaires des larves de 3 millimètres, chez qui existe déjà la striation transversale des chromosomes, mais chez qui les chromosomes sont encore bivalents, l'emplacement où convergent les parties proximales de tous les chromosomes, qui correspond au chromocentre, se reconnaît le plus facilement au chromosome IV et au voisinage du nucléole. Sur la figure 2 (Pl. IV), nous voyons un tel noyau. Il ne présente pas de chromocentre compact comme dans les noyaux des très petites larves, mais ne présente pas non plus de région inerte couverte de granulations, comme sur la figure 3 (Pl. IV). L'emplacement où convergent les segments proximaux des chromosomes est coloré très fortement et porte de très gros chromomères fortement colorés au Feulgen. Par conséquent, à ce stade, les régions inertes des chromosomes conservent leur individualité, mais ne sont pas encore trop chargées de chromomères et se touchent étroitement.

Par la suite, sans aucun doute, ils se fragmenteront en séries de chromomères au moment du doublement du nombre des génonèmes. Le nombre des chromomères, dans une rangée, double également, et l'on obtient l'aspect typique du chromocentre d'une grosse larve. Ceux qui ont utilisé, comme matériel d'étude, *D. melanogaster*, savent combien il est difficile de voir clairement la structure du chromocentre dans les noyaux des glandes salivaires de la grosse larve et d'établir à quel chromosome appartient telle ou telle région du chromocentre. C'est pourquoi il est compréhensible qu'à un stade moins avancé représenté figure 2 (Pl. IV), il est impossible d'établir quelle partie de la région fortement colorée appartient à tel ou tel des chromosomes qui convergent.

Par comparaison avec *D. funebris*, il me semble vraisemblable que le chromocentre compact du noyau des glandes salivaires des jeunes larves donne naissance aux parties inertes de tous les chromosomes et non pas

seulement de certains d'entre eux. Cependant je ne peux fonder d'une façon absolue cette opinion sur mes observations personnelles.

3° « Drosophila hydei ».

A la suite de mes observations exposées plus loin, j'ai été amenée à reviser totalement l'idée que je me faisais de la nature du chromocentre dans les noyaux des glandes salivaires des grosses larves de *D. hydei* (Frolowa, 1936, *a*). La nature du chromocentre des noyaux au repos doit être la même chez les différentes espèces de Drosophile. Le chromocentre de *D. melanogaster* et de *D. funebris* étant formé par les régions hétérochromatiques des chromosomes au stade de la télophase, le chromocentre du noyau au repos de *D. hydei* ne peut être constitué que par la région inerte du chromosome X, puisqu'il n'a pas été observé de parties inertes dans la prophase des mitoses somatiques des autres chromosomes (Heitz, 1933, *b*).

Chez cette dernière espèce, au contraire de ce que l'on observe chez *D. funebris* et *D. melanogaster*, il y a conservation d'un chromocentre compact, dans les noyaux au stade spirème. Nous conclurons de là que le chromocentre des noyaux à spirème de *D. hydei* doit être constitué par le coude inerte du chromosome X, qui n'existe pas chez les deux autres espèces et qui a conservé chez *D. hydei* le caractère hétéropycnotique qu'il possédait dans le noyau au repos. Cette opinion est encore renforcée par le fait que, chez les grosses larves, le chromocentre est compact et qu'il est relié au nucléole. La petite portion inerte du chromosome X dans les noyaux des glandes salivaires doit correspondre à la petite partie hétérochromatique du coude euchromatique situé près de l'étranglement cinétique du chromosome X, au stade de la métaphase. Cette portion doit sans doute faire partie du chromocentre dans le noyau au repos et s'en séparer au moment où se forme le stade spirème, bien que je n'aie pu réussir à observer personnellement ce processus.

Fig. III. — Jonction des extrémités proximales des chromosomes dans un noyau tétravalent de la glande salivaire de *Drosophila hydei* (préparation *in toto*) (× 3 200).

Sur des préparations de glandes salivaires *in toto*, on peut observer la disposition réelle des chromosomes autour du chromocentre et leur liaison entre eux. Dans la plupart des cas, les extrémités proximales de tous les chromosomes confluent au voisinage du chromocentre (fig. 4, Pl. II).-

Cependant, dans certains noyaux où leur réunion est moins étroite, on voit clairement la jonction des extrémités proximales entre elles (fig. III). Comme on pouvait le prévoir, dans ce cas, on n'a pas établi de liaison plus étroite du chromosome X avec le chromocentre.

4° « Drosophila virilis ».

Le chromocentre de *D. virilis* est formé par la réunion des portions hétérochromatiques de cinq paires de chromosomes. Il est très grand pour cette raison. Ses dimensions sont surtout remarquables dans les petits noyaux des disques imaginaux, des glandes salivaires (fig. 4, Pl IV), ou de divers organes de toutes jeunes larves. D'après Heitz (1933, *b*), la taille du chromocentre dans les noyaux des glandes salivaires de *D. virilis* ne change pas pendant la croissance larvaire. Tiniakov (1936), en comparant les noyaux des glandes salivaires à ceux de l'hypoderme, aboutit au contraire à la conclusion que le chromocentre croît en même temps que le noyau. Je me suis livrée à des mensurations soignées de la taille du chromocentre, dans les noyaux de divers organes, chez de jeunes larves qui n'ont pas encore de noyaux à « spirème ». J'ai abouti aux conclusions suivantes : la taille du chromocentre peut varier dans les noyaux de différents organes indépendamment des variations de la taille des noyaux eux-mêmes.

Ainsi, chez les jeunes larves, on observe des chromocentres particulièrement gros dans les noyaux des glandes salivaires, bien que ceux-ci soient plus petits que les noyaux de l'entrée des cæcums. C'est pourquoi on ne peut faire de comparaison sur la taille du chromocentre qu'entre les noyaux d'un même organe.

C'est dans les glandes salivaires des larves qui viennent d'éclore (fig. 5, PL. IV) que le chromocentre des noyaux des glandes salivaires est le plus gros. Au fur et à mesure de la croissance larvaire (lorsque la larve atteint $2^{mm},5$), le chromocentre dans les noyaux des glandes salivaires devient sensiblement plus petit (fig. 8, Pl. IV) et conserve sa petite taille dans les noyaux à spirème chez les grosses larves.

C'est ainsi que, dans les noyaux de la partie antérieure de la glande, chez la larve en métamorphose, le chromocentre a la même taille que dans les disques imaginaux de la même larve (fig. 9, Pl. IV). Il est par conséquent beaucoup plus petit que dans les noyaux des glandes salivaires des toutes petites larves, puisque la taille du chromocentre des disques imaginaux reste la même à partir de l'éclosion jusqu'à la métamorphose. Le chromocentre diminue de taille au moment où le noyau au repos se transforme en noyau à spirème, c'est-à-dire au moment où se forme la striation transverse des chromosomes. En même temps, les chromosomes s'allongent très fortement et les génonèmes doivent sans doute se détordre. Chez *D. funebris*, on observe en même temps un grand allongement du chromocentre, qui se transforme en chromonémas mutuellement entre-

lacés (fig. 20, Pl. III). Il est tout à fait compréhensible que, chez *D. virilis*, doivent se détordre en même temps les génonèmes des parties inertes des chromosomes entrant dans la constitution du chromocentre. Cependant la transformation en « parties inertes des chromosomes » n'a pas lieu aux dépens de la totalité du chromocentre, mais seulement d'une portion. Pour cette raison, il y a conservation d'un chromocentre de moindre taille dans les noyaux à spirème. Ce qui reste à l'état hétéropycnotique, c'est la partie inerte du chromosome III dans sa totalité, puisque ce chromosome ne présente pas de parties inertes dans le noyau à spirème (Fudji, 1936), ainsi que de petites portions des autres chromosomes. On observe la formation des parties inertes des chromosomes dans les noyaux à spirème, aux dépens du chromocentre, sur les noyaux des glandes salivaires de larves de *D. virilis* longues de 2 millimètres. Les extrémités proximales des chromosomes non seulement convergent vers le chromocentre, mais semblent le prolonger directement. Elles se colorent au Feulgen aussi intensément que le chromocentre lui-même (fig. 6 et 7, Pl. IV). Chez des larves plus grosses, le chromocentre est moins volumineux et acquiert de nouveau un contour bien délimité (fig. 8, Pl. IV).

5° « Drosophila robusta ».

Au contraire de ce qui se passe chez les espèces précédentes, *D. robusta* présente, dans les noyaux au repos des larves et des imagos, une ou plusieurs formations se colorant au Feulgen aussi intensément que le chromocentre. J'ai eu l'occasion d'observer des formations semblables dans le noyau au repos de *D. lugubrina*. Chez des larves longues de 2 millimètres, au moment où se multiplie le nombre des chromomères sur les génonèmes, on voit que ces « nucléoles chromatiques », comme on peut les nommer, sont

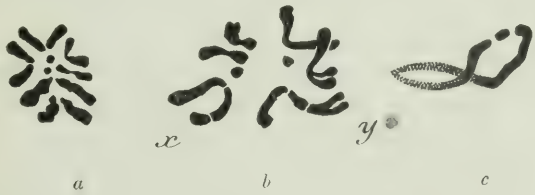


Fig. IV. — Complexe chromosomique. — *a*, femelle ; *b*, mâle ; *c*, chromosome X à la prophase.

reliés aux chromosomes (fig. 11, Pl. IV). Par la suite, on ne peut plus les mettre en évidence. Ils ont sans doute dû donner naissance aux chromomères de certaines régions des chromosomes, mais je n'ai pas étudié en détail leur destinée. Dans les noyaux au repos de *D. robusta*, le chromocentre doit être constitué par les parties inertes de trois chromosomes à double coudure et du petit chromosome IV (fig. IV). Il n'est pas tout à fait arrondi et apparaît souvent fragmenté (fig. 6 et 7, Pl. II ; fig. 10, Pl. IV).

Quand les noyaux larvaires s'accroissent, le chromocentre affecte souvent une forme irrégulière, soit allongée, soit lobée (fig. 12 et 13, Pl. IV). On a l'impression que des lobes séparés se prolongent pour former deux chromosomes doubles disposés côte à côte, formant sans doute les deux coudes de l'un des chromosomes à double coudure, qui, de cette façon, apparaissent réunis par une certaine région du chromocentre, formant le lobe en question. Les parties inertes cessent d'être distinctes au moment où se forme la striation transversale des chromosomes. Cependant il se conserve un petit chromocentre dans lequel se réunissent les extrémités proximales de tous les chromosomes (fig. 14, Pl. IV). Cette structure est particulièrement apparente dans les noyaux présentant de fins chromosomes bivalents, car, lorsque le nombre des génonèmes a doublé et que les chromosomes ont grossi, le chromocentre est souvent recouvert par les chromosomes sur les préparations *in toto*. Nous voyons donc que, chez *D. robusta* comme chez *D. virilis*, seule une partie du chromocentre donne naissance aux parties inertes des chromosomes des noyaux à spirème. La partie restante, formée sans doute par de petites régions hétérochromatiques, disposées des deux côtés de l'étranglement cinétique des chromosomes au stade de la métaphase, se conserve dans les noyaux à spirème sous forme de chromocentre compact. Au moment de l'individualisation des chromosomes à double coudure, sur les préparations au carmin acétique des glandes salivaires de larves en métamorphose, on peut observer quelquefois la fragmentation du chromocentre en granulations, qui viennent se disposer entre les coudes des chromosomes (Frolowa, 1936, *b*). C'est de ces granulations que partent des filaments vers le nucléole.

J'ai eu l'occasion d'observer la liaison avec le nucléole, non seulement pour chaque chromosome à double coudure, mais également pour les coudures isolées.

Dans les cas où tous les chromosomes convergent vers le chromocentre, les filaments partent de portions isolées du chromocentre, s'entrelacent pour former un seul filament complexe. J'ai déjà attiré l'attention sur la différence de structure entre les parties inertes du chromosome X et des autosomes chez cette espèce (Frolowa, 1937). Cette différence est confirmée par l'étude du développement. Les parties inertes des autosomes sont formées, dans les noyaux des grosses larves, par des rangées de chromomères disposés régulièrement, serrés les uns contre les autres et conservant la forme représentée figure 14 (Pl. IV). La partie inerte du chromosome X à double coudure est formée, chez les jeunes larves, par de gros chromomères serrés les uns contre les autre (fig. 14, Pl. IV). Par la suite, son développement rappelle celui de la partie inerte du chromosome de *D. funebris* : elle s'allonge très fortement, et les gros chromomères se fragmentent sur toute la longueur des génonèmes. La conjugaison des chromonémas est souvent plus faible. La figure 15 (Pl. IV) représente la partie inerte du chromosome X d'un noyau tétravalent de *D. robusta*. On voit clairement les quatre chromosomes entrelacés par paires. Chacun est constitué par deux génonèmes enroulés dans le même sens et étroite-

ment accolés. Dans certains endroits, on les distingue très facilement en faisant varier la vis micrométrique ; cependant je n'ai pu représenter cette disposition sur mon dessin. Ce dessin illustre pleinement la théorie que j'ai développée dans mon travail de 1937, sur la constitution des chromosomes des glandes salivaires, à savoir que ceux-ci sont formés de chromonémas enlacés par paires.

6° Discussion.

Nous avons étudié le développement des « parties inertes » dans les noyaux à spirème de cinq espèces de Drosophiles. Les noyaux des glandes salivaires des grosses larves présentent des différences de structure du « chromocentre », puisque c'est ainsi qu'on a coutume d'appeler le lieu de réunion des extrémités proximales des chromosomes. La question est de savoir si le chromocentre du noyau au repos se transforme en totalité ou non, pour donner naissance aux parties inertes des chromosomes, c'est-à-dire s'il prend en totalité ou non une structure de chromomères (1).

Essayons d'interpréter ces faits. Heitz (1934) introduit la notion d'hétérochromatine α et β : l'hétérochromatine α a dans les noyaux à spirème une structure compacte et ne s'accroît pas ; l'hétérochromatine β a une structure granuleuse et s'accroît. Ces deux termes rendent compte d'une différence soit d'ordre chimique, soit d'ordre morphologique. Cependant, dans les deux cas, la différence dans le comportement des parties inertes des chromosomes est attribuée à l'hétérochromatine, ce qui me paraît inexact. Il me paraît plus exact d'attribuer cette différence aux génonèmes. Certaines régions des génonèmes des « parties inertes » des chromosomes, au stade de la métaphase, peuvent porter un certain nombre de localisations géniques; les autres régions peuvent être réellement inertes. Supposons que les portions réellement inertes des chromosomes, précisément parce qu'elles sont dépourvues de localisations géniques, conservent l'état hétéropycnotique, non seulement dans le noyau au repos, mais aussi dans le noyau au stade spirème. S'il en est ainsi, le génonème de la partie inerte du chromosome dépourvue de localisations géniques reste enroulé et entouré d'hétérochromatine, alors que la portion du génonème portant un certain nombre de gènes se déroule et que les chromomères se disposent sur un certain nombre de *loci* déterminés. Les chromosomes X de toutes les espèces doivent présenter des portions complètement inertes, et cependant certaines espèce seulement présentent l'état hétéropycnotique dans les noyaux à spirème. J'explique cette anomalie par le fait que l'hétéropycnose se conserve seulement dans le cas où la région inerte du génonème est située à l'extrémité proximale, en partant du lieu où sont fixés les filaments du fuseau.

(1) Tiniakov (1936) expose un autre point de vue : à l'hétérochromatine des chromosomes au stade de la métaphase correspond, à son avis, dans les noyaux des glandes salivaires, un matériel granuleux néoformé. Il refuse de reconnaître la présence de chromomères dans les parties hétérochromatiques des chromosomes des glandes salivaires.

C'est ainsi que l'on peut expliquer l'état d'hétéropycnose dans lequel se trouvent, dans les noyaux « pelotonnés », chez *D. hydei* un coude entier du chromosome X, chez *D. virilis* la partie inerte du chromosome III et de petites portions des extrémités proximales des autres chromosomes, chez *D. robusta* de petites régions situées des deux côtés de l'étranglement cinétique des chromosomes à double coudure.

On comprend donc que, si la région proximale porte une seule localisation génique pendant que la portion réellement inerte se trouve plus près de l'extrémité distale, il ne peut pas se produire d'hétéropycnose des parties inertes.

Si cette hypothèse est exacte et si la dimension relative des chromosomes dans les noyaux spirèmes est déterminée par le nombre de localisations géniques le long des génonèmes, on comprend que les chromosomes Y soient de petite taille chez *D. funebris*, *D. melanogaster* (Tiniakov, 1936 ; Prokofieva, 1937), chez *D. hydei* et *D. robusta* (travaux en cours). Il est vraisemblable que, chez les espèces de Drosophiles où la partie proximale du chromosome Y est dépourvue de gènes, elle se trouve dans les noyaux à spirème à l'état d'hétéropycnose et est comprise dans un chromocentre compact. Cette supposition me semble vraisemblable pour *D. hydei*, car, s'il n'en était pas ainsi, le chromocentre des noyaux à spirème aurait une taille différente chez le mâle et chez la femelle. Cette question aurait besoin d'une étude plus poussée. Quelques mots sur la nature du filament reliant le chromocentre au nucléole : l'étude ci-dessus a établi que la liaison du chromocentre au nucléole par l'intermédiaire d'un filament est un fait constant chez la Drosophile, non seulement dans les noyaux à spirème, mais dans tous les noyaux au repos. Cette liaison doit, par conséquent, se réaliser à la fin de la télophase. Si le filament allant vers le nucléole est formé par les parties proximales des génonèmes, comme le suppose Emmens (1936), les corpuscules cinétiques devraient reposer sur le nucléole, ce qui n'est pas dénué de vraisemblance. Si, au contraire, le filament se forme, au moment du passage de la télophase au stade de repos, à partir des « filaments traînants » (Frolowa, 1936, *b*), les corpuscules cinétiques devraient être compris dans le chromocentre avec les extrémités proximales des chromosomes. Ainsi la question de la nature du filament allant vers le nucléole reste ouverte.

IX. — CONCLUSIONS

Nous avons établi la similitude de structure de tous les noyaux au repos chez les larves et les imagos de Drosophile, ainsi que l'absence de différence fondamentale entre les noyaux au repos et les noyaux à spirème, aussi bien dans les glandes salivaires que dans les autres organes où s'observent de semblables noyaux.

Dans les noyaux au repos de tous les organes larvaires et imaginaux de Drosophile, les chromosomes conservent la disposition par paires

qu'ils avaient dans la télophase de la dernière mitose ; ils sont reliés au chromocentre, qui s'est formé à la télophase par la fusion des extrémités proximales hétérochromatiques des chromasomes. Le chromocentre est situé à la périphérie du noyau et reste toujours relié au nucléole disposé au centre du noyau. Étant donné que, dans les noyaux au repos, il y a conservation non des chromosomes, mais de leurs génonèmes, la structure des noyaux apparaît plus nettement au fur et à mesure de leur accroissement et de l'apparition des chromomères sur les génonèmes entrelacés par paires.

Dans les organes où il n'y a jamais formation de noyaux à spirème, on peut comparer les noyaux ordinaires à des noyaux à spirème de tailles correspondantes provenant de stades déterminés du développement des glandes salivaires ou de l'intestin moyen : les petits noyaux à ceux de très jeunes larves, les noyaux plus volumineux à ceux de larves plus évoluées, mais chez lesquelles ne s'est pas encore formée la striation transversale des chromosomes.

A mesure que s'accroissent les noyaux des glandes salivaires et d'autres organes présentant des noyaux à spirème, chez les grosses larves, on assiste au désenlacement des génonèmes ; pour cette raison, chez les larves âgées, des segments entiers de génonèmes porteurs de chromomères multiples correspondent à un chromomère isolé de jeune larve. On peut envisager la possibilité, pour les chromomères homologues de deux chromosomes enlacés, de s'unir étroitement, phénomène qui aboutit à la formation de la striation transversale des chromosomes. Ce n'est qu'après formation de la striation transversale et un certain accroissement de diamètre des chromosomes que le nombre des génonèmes double ; ce doublement se produit une fois dans les noyaux du début des cæcums et deux fois dans les noyaux des glandes salivaires. Dans toute une série d'organes, on n'observe pas de dédoublement des chromosomes. Après la formation de la striation transversale des chromosomes, ainsi qu'après le dédoublement des chromonémas (c'est-à-dire des génonèmes avec leurs chromomères et leur chromoplasme), nous observons un accroissement de taille des chromomères, c'est-à-dire un accroissement des chromosomes.

Les parties inertes des chromosomes des noyaux à spirèmes des glandes salivaires et autres organes de la larve, constituées par des génonèmes porteurs de chromomères, se forment aux dépens du chromocentre du noyau au repos : le chromocentre se résout soit entièrement (*D. melanogaster* et *funebris*), soit seulement en partie, pour donner naissance aux parties inertes. Dans ce dernier cas, le reste du chromocentre conserve, dans les noyaux à spirème, l'aspect condensé qu'il avait dans les noyaux au repos. Le chromocentre des noyaux à spirème peut être constitué soit par un coude entier du chromosome X (*D. hydei*), soit par toute la portion inerte du chromosome III, additionnée de petites portions des autres chromosomes (*D. virilis*), soit par des bouts de tous les chromosomes disposés près de l'extrémité du fuseau (*D. robusta*). Dans ce dernier cas, les extrémités proximales sont reliées au chromocentre (elles peuvent

par ailleurs être reliées aussi entre elles), et c'est le chromocentre qui est relié au nucléole. Dans le cas où il ne subsiste pas de chromocentre, on observe dans les noyaux à spirème des grosses larves, la réunion des extrémités proximales de tous les chromosomes, et le filament qui les relie au nucléole s'attache aux parties inertes.

Je pense que, s'il y a conservation dans les noyaux à spirème de certaines parties des chromosomes à l'état condensé de chromocentre, ceci est dû au fait que ces parties sont réellement inertes, c'est-à-dire qu'elles ne portent aucun chromomère. La petite taille du chromosome Y dans les noyaux des glandes salivaires est due sans doute au petit nombre de localisations géniques sur ce chromosome. Il est possible que, chez certaines espèces qui présentent un chromocentre distinct dans les noyaux à spirème, celui-ci soit constitué chez les mâles par la partie inerte du chromosome Y.

L'étude du développement des portions euchromatiques et hétérochromatiques confirme pleinement la théorie développée par moi dans un précédent mémoire (Frolova, 1937) au sujet de la structure des chromosomes des glandes salivaires des grosses larves ; ceux-ci sont constitués par plusieurs chromonémas enlacés par paires, et il n'existe pas de différence essentielle entre la structure des parties inertes et actives des chromosomes des glandes salivaires. Le problème de la nature du filament qui va vers le nucléole reste obscur.

BIBLIOGRAPHIE

1912. — Alverdes (F.), Die Entwicklung des Kernfadens im der Speicheldrüse der *Chironomus* Larve (*Zool. Anz.*, Bd. XXXIX).

1913. — Alverdes (F.), Die Kerne in den Speicheldrüsen der *Chironomus* Larve (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. IX).

1881. — Balbiani (E.), Sur la structure du noyau des cellules chez les larves de *Chironomus* (*Zool. Anz.*, Bd. IV).

1934. — Bogojawlensky (K. S.), Studien über Zellengrösse und Zellenwachstum, XI. Mitteilung, Ueber Beziehung zwischen Struktur und Volumen der somatischen Kerne bei Larven von *Anopheles maculipennis* (*Zeitschr. f. Zellf. u. mirk. Anat.*, Bd. XXII, Heft 1).

1909. — Boveri, Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität (*Arch. f. Zellf.*, Bd. III).

1885. — Carnoy (J.-B.), La cytodiérèse chez les Arthropodes (*La Cellule*, vol. I).

1927. — Davidow (W. N.), Ueber den histologischen Bau der Rochschen Organe bei der Larve von *Mycetobia pallipes* Meig. Zeitschr. (*Anat. Forsch.*, Bd. XII, Heft 1-2).

1936. — Emmens, Sections of Drosophila salivary glands (*J. of Heredity*, vol. XXVII, n° 9).

1913. — Faussek (W.), Zur Frage über den Bau des Zellkernes in den Speicheldrüsen der Larve von *Chironomus* (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXII).

1885. — Frenzel (I.), Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI).

1926. — Frolova (S.), Normale und polyploïde Chromosomengarnituren bei einigen Drosophila-Arten (*Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, Bd. III, Heft 4).

1929. — Frolova (S.), Die Polyploidie einiger Gewebe bei Dipteren (*Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, Bd. VIII, Heft 3).

1936. — Frolova (S.), Structure des noyaux des glandes salivaires chez certaines espèces de Drosophile (*Journ. de Biol.*, t. V, n° 2).

1936. — Frolova (S.), Structure des noyaux dans les glandes salivaires de *Drosophila sulcata* Sturt. (*Bull. de biol. exp. et médecine*, t. II, n° 2).

1937. — Frolova (S.), Structure et forme des chromosomes des glandes salivaires de Drosophile (*Journ. de Biol.*, t. VI, n° 3).

1936. — Fujii, Salivary gland chromosomes of *Drosophila virilis* (*Cytologia*, vol. VII, n°s 1-2).

1937. — Hadorn, An accelerating effect of normal « Ringgland » on puparium-formation in lethal larvæ of *Drosophila melanogaster* (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, vol. XXIII, n° 8).

1937. — Hadorn, Hormonale Kontrolle der Puparíumbildung bei Fliegen (*Naturwissenchaften*, Heft 2, S. 681-682).

1933. — Heitz (E.) und Bauer (H.), Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus* L. (*Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, Bd. XVII, Heft 1).

1933. — Heitz (E.), Ueber totale und partielle somatische Heteropyknose sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei *Drosophila funebris* (*Zeitschr. f. Zellf.*, Bd. XIX, Heft 4).

1933. — Heitz (E.), Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung (*Zeitschr. f. Zellf.*, Bd. XX, Heft 2).
1934. — Heitz (E.), Ueber α-und β-Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromomeren bei *Drosophila* (*Biol. Zbl.*, Bd. LIV, Heft 11-12).
1930. — Henneguy (L.-F.), Le corps adipeux des Muscides pendant la métamorphose (*C. R. Acad. Sc.*, vol. CXXXI).
1904. — Henneguy (L.-F.), Les Insectes, Paris.
1913. — Hollande, Les cérédécytes ou « œnocytes » des Insectes considérés au point de vue biochimique (*Arch. Anat. mick.*).
1921. — Hollande, La cellule péricardiale des Insectes (*Arch. Anat. mick.*, vol. XVIII).
1924. — Keilin (D.), On the Nephrocytes in the Larvæ and Pupæ of *Lonchaea chorea (Diptera Acalypteræ)*. (*Annals a. mag. Nat. Hist.*, vol. XLIII).
1934. — Koltzoff (N.), The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila* (*Science*, vol. LXXX, p. 312).
1935. — Koltzoff, Rôle du gène dans la physiologie du développement (*Journ. de Biol.*, t. IV, nº 5).
1938. — Koltzoff, Structure des chromosomes et leur rôle dans le métabolisme (*Journ. de Biol.*, t. VII, nº 1).
1884. — Korschelt (E.), Ueber die eigentümliche Bildung in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumicornis* (*Zool. Anz.*, Bd. VII).
1926-1932. — Kükenthal (W.), *Handbuch der Zoologie*, Bd. VI : *Insecta*.
1886-1887. — Kowalewsky (A.), Zum Verhalten des Rückengefässes u. d. guirlandenförmigen Zellenstanges des Musciden während der Metamorphose (*Biol. Zbl.*, Bd. VI).
1887. — Kowalewsky (A.), Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden (*Zeitschr. f. wiss. Zoll.*, Bd. XVI).
1887. — Leydig (F.), Beiträge zur Anatomie und Histologie der Insekten.
1880-1891. — Lowne (B.), Anatomy, physiology and development of the Blow-fly, London.
1933. — Painter (Th.), A new method for the study of chromosome rearrangement and the plotting of chromosome maps (*Science*, vol. LXXVIII, nº 2034).
1934. — Painter (Th.), The morphology of the X-chromosome in salivary glands of *Drosophila melanogaster* and a new type of chromosome map for this element (*Genetics*, vol. XIX).
1937. — Painter and Griffen, The structure and the development of the salivary gland chromosomes of *Simulium* (*Genetics*, vol. XXII, nº 6).
1937. — Prokofieva-Belegovska, Sur la structure des chromosomes des glandes salivaires de *Drosophila melanogaster* (*Nouvelles de l'Acad. des Sc. de l'U. R. S. S.*).
1885. — Rabl (C.), Ueber Zellteilung (*Morph. Jahrb.*, Bd. X).
1921. — Tanzer (E.), Die Zellkerne einiger Dipterenlarven und ihre Entwicklung (*Inaugural Dissertation*).
1930-1931. — Telezynski, Cycle évolutif du chromosome somatique, I, II. (*Acta Soc. Bot. Poloniæ*, vol. VIII, 7).
1936. — Tiniakov, Sur les parties inertes et la morphologie des chromosomes dans les glandes salivaires de Drosophile (*Journ. de Biol.*, t. V, nº 5).
1900. — Vaney, Contribution à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères (*C. R. Sc.*, vol. CXXXI, p. 758).
1933. — Weber, Lehrbuch der Entomologie.
1864. — Weissmann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen am *Musca vomitaria* und *Sarcophaga carnaria* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIV).
1892. — Wheller (W. M.), Concerning the blood tissue of the Insecta (*Prysche*).

EXPLICATION DES PLANCHES

Préparations *in toto* et coupes sont colorées par la méthode de Feulgen. Tous les dessins des planches I à IV sont exécutés à la chambre claire, au niveau de la table, avec l'objectif apochromatique de Zeiss 2 millimètres (90) et l'oculaire compensateur 20 (grossissement 3200), exception faite du dessin 3 de la planche IV, qui est exécuté à l'aide de l'oculaire compensateur 10 (× 1580).

PLANCHE I

Fig. 1. — Noyau d'une cellule de la partie initiale du cæcum gastrique d'une larve *(D. hydei)* de $0^{mm},5$ de long.

Fig. 2. — Noyau d'une cellule de la partie initiale du cæcum gastrique d'une larve *(D. hydei)* de $0^{mm},6$ à $0^{mm},7$ de long.

Fig. 3. — Noyau de glande salivaire de la même larve.

Fig. 4 et 5. — Deux noyaux de glandes salivaires d'une larve *(D. hydei)* d'environ 1 millimètre de long, vus à deux niveaux différents. — 4 *a*, *b*, surfaces supérieure et inférieure ; 5 *a*, *b*, coupe optique et surface supérieure.

Fig. 6 et 7. — Deux noyaux de glande salivaire d'une larve *(D. hydei)* de $1^{mm},5$ à 2 millimètres de long. — 7 *b*, un des chromosomes du noyau représenté sur la figure 7 *a* vu dans un autre plan. A noter deux génonèmes dans chaque chromosome en conjugaison.

Fig. 8 et 8 *b*. — Deux coupes optiques différentes d'un noyau de la partie antérieure du cæcum gastrique de la larve dont les noyaux salivaires sont représentés par les figures 4 et 5.

Fig. 9. — Noyau du mésentéron de la même larve.

Fig. 10. — Noyau de la partie antérieure du cæcum gastrique d'une larve *(D. hydei)* d'environ $1^{mm},5$ de long.

Fig. 11 et 12. — Chromosomes de noyaux de la partie antérieure du cæcum gastrique d'une larve *(D. hydei)* de 2 millimètres de long. — 11, préparation *in toto* ; 12, coupe.

Fig. 13 et 14. — Chromosomes appartenant à deux noyaux voisins de la partie antérieure du cæcum gastrique d'une larve *(D. hydei)* d'environ 3 millimètres de long.

PLANCHE II

Fig. 1. — Noyau de glande salivaire d'une larve *(D. hydei)* de $2^{mm},5$ à 3 millimètres de long. Quelques chromosomes voisins du chromocentre sont figurés.

Fig. 2 et 3. — Deux noyaux de glande salivaire d'une larve *(D. hydei)* ayant moins de 3 millimètres de long. — 2, noyau près du disque imaginal ; 3, noyau du milieu de la glande (préparation *in toto*).

Fig. 4. — Noyau tétravalent de glande salivaire d'une larve *(D. hydei)* d'environ 4 millimètres de long (préparation *in toto*).

Fig. 5. — Noyau du corps adipeux de la larve *(D. hydei)* dont certains noyaux sont représentés planche I, figure 4, 5, 8 et 9.

Fig. 6 et 7. — Deux noyaux binucléés de cellules de l'organe en guirlande *(D. robusta)* larve. — 6, du dernier stade ; 7, imago.

Fig. 8 et 9. — Deux noyaux d'un disque imaginal d'une grande larve *(D. hydei)*. — 8, du milieu du disque ; 9, du bord du disque, adjacent à la glande salivaire (préparation *in toto*).

Fig. 10. — Noyau de la valvule œsophagienne d'une grande larve.

Fig. 11 et 12. — Deux noyaux de neuroblastes pris dans le ganglion sus-œsophagien d'une larve venant d'éclore.

PLANCHE III

Fig. 1 à 4. — Quatre noyaux du mésentéron de l'imago *(D. melanogaster)*.

Fig. et 5 6. — Deux noyaux du mésentéron de l'imago *(D. melanogaster)*.

Fig. 7. — Noyau de l'épithélium du mésentéron en cours de régénération, larve venant d'éclore *(D. hydei)*.
Fig. 8 et 9. — Deux noyaux d'œnocytes de l'imago *(D. hydei)*.
Fig. 10. — Noyau d'un œnocyte d'imago *(D. funebris)*.
Fig. 11, 12, 13. — Trois noyaux du corps adipeux de l'imago *(D. funebris)*.
Fig. 14. — Noyau du mésentéron de l'imago *(D. funebris)*.
Fig. 15, 16 et 17. — Trois noyaux du corps adipeux de l'imago *(D. hydei)*.
Fig. 18. — Noyau salivaire de l'imago *(D. funebris)*.
Fig. 19 et 20. — Deux noyaux salivaires d'une larve *(D. funebris)* de 2mm,5 de long. Transformation du chromocentre en région inerte du chromosome X. — 19, coupe optique du noyau ; 20, surface du noyau (préparation *in toto*).
Fig. 21 et 22. — Deux noyaux de glande salivaire d'une larve de 3 millimètres de long *(D. funebris)*. — 21, noyau de la partie antérieure de la glande ; la région inerte du chromosome est divisée en deux parties par une constriction ; 22, noyau de la partie postérieure de la glande ; la partie inerte du chromosome X est formée par deux chromosomes homologues enroulés ensemble et est unie au nucléole (préparation *in toto*).

PLANCHE IV

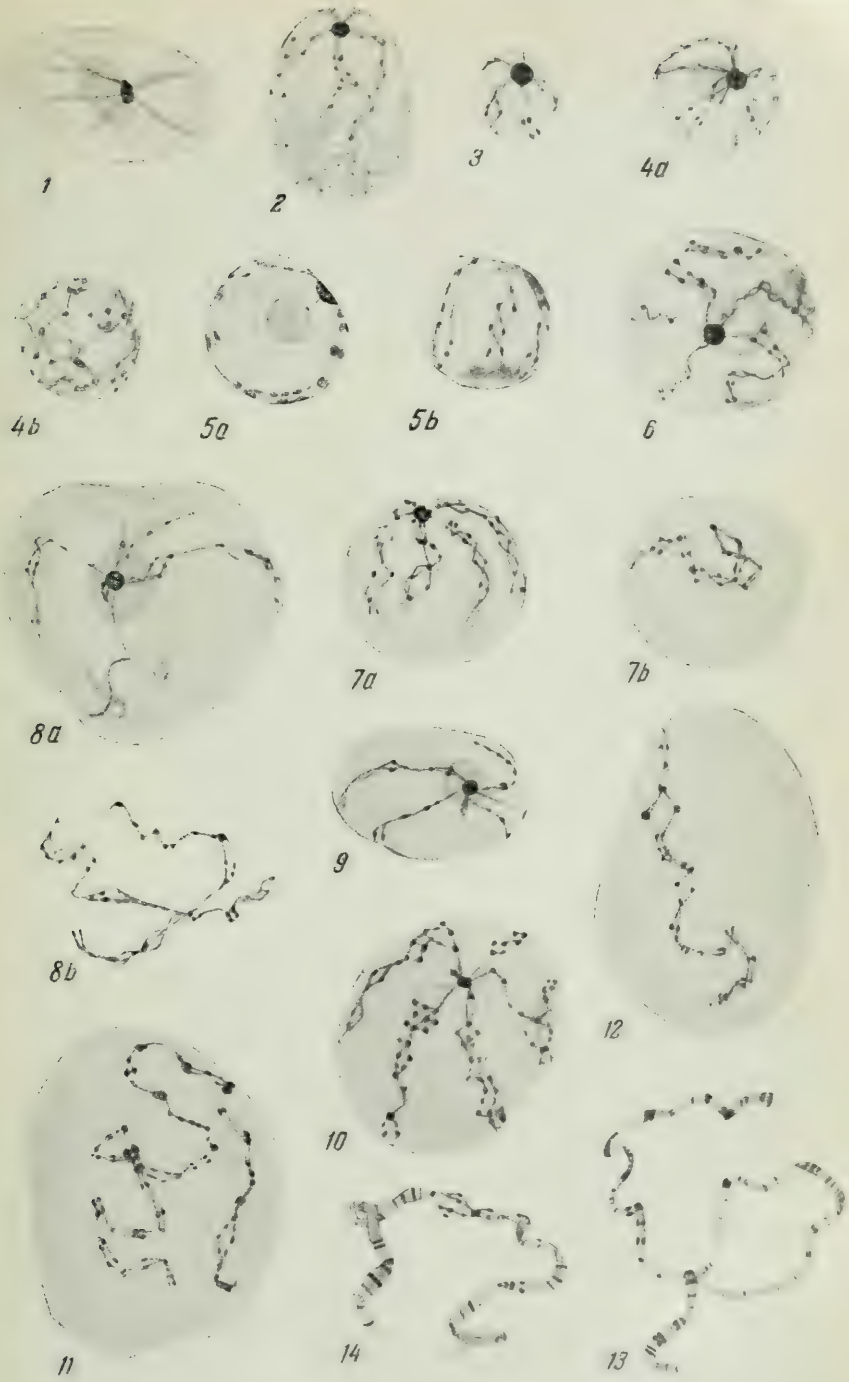
Tous les dessins concernent des glandes salivaires, montées *in toto*.
Fig. 1. — Noyau salivaire d'une larve de 2 millimètres *(D. melanogaster)*.
Fig. 2. — Noyau d'une larve de 2mm,5 à 3 millimètres *(D. melanogaster)*.
Fig. 3. — Noyau tétravalent de la région antérieure de la glande salivaire d'une larve venant d'éclore *(D. melanogaster)* (× 1580), noyau mesurant environ 30 μ.
Fig. 4. — Noyau du disque imaginal d'une glande salivaire d'une larve venant d'éclore.
Fig. 5. — Noyau salivaire d'une larve de 0mm,5 *(D. virilis)*.
Fig. 6 et 7. — Deux noyaux salivaires d'une larve de 2 millimètres *(D. virilis)*.
Fig. 8. — Noyau salivaire d'une larve de 2mm,5 de long *(D. virilis)*.
Fig. 9. — Extrémités proximales de chromosomes adjacentes au chromocentre d'un noyau du type spirème *(D. virilis)*.
Fig. 10 à 13. — Noyaux salivaires d'une jeune larve *(D. robusta)*. — 12 et 13, le chromocentre est allongé.
Fig. 14. — Extrémités proximales de chromosomes autour du chromocentre ; noyau bivalent de *D. robusta*.
Fig. 15. — Région inerte des doubles bras du chromosome X d'un noyau salivaire tétravalent *(D. robusta)*. — La jonction de la région inerte avec l'euchromatine du deuxième bras est opérée par un des autosomes.

PLANCHE V

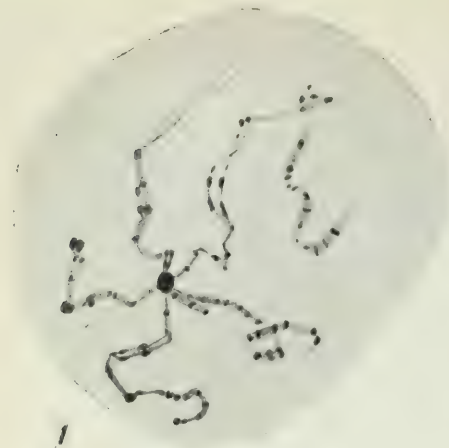
Fig. 1. — Microphotographie des organes de l'extrémité antérieure d'une larve d'environ 4 millimètres de long *(D. hydei)*. Entièrement montée et colorée par la méthode de Feulgen. — *a*, ganglion sus-œsophagien ; *b*, œsophage ; *c*, glande en guirlande ; *d*, proventricule ; *e*, limite entre les grandes et les petites cellules du cæcum ; *f*, extrémité du cœcum gastrique ; *g*, glande salivaire ; *h*, disque imaginal de la glande salivaire.

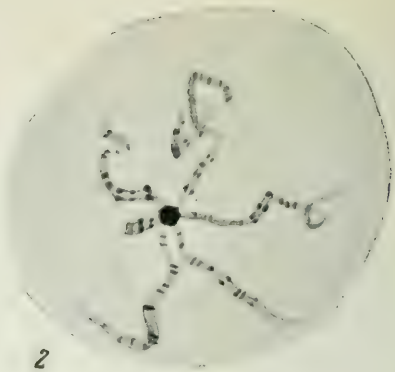
PLANCHE VI

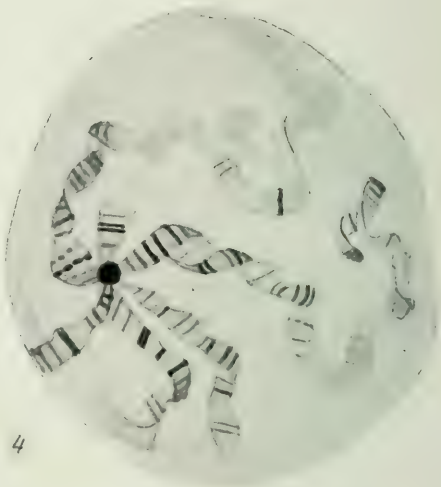
Fig. 1. — Microphotographie de la glande salivaire d'une larve *(D. hydei)* de 3 millimètres de long. Préparation *in toto* et colorée par la méthode de Feulgen. Les noyaux sont d'une taille uniforme ; le noyau indiqué par une flèche est représenté par la figure 3 (Pl. II).
Fig. 2. — Microphotographie de la partie postérieure de la glande salivaire d'une larve de 4 millimètres de long *(D. hydei)*. Préparation *in toto* et colorée par la méthode de Feulgen. Un seul grand noyau avec un nombre double de chromosomères parmi des noyaux bivalents de même dimension.

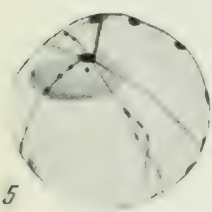


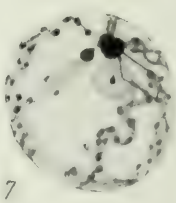
MASSON ET Cie, ÉDIT.

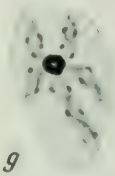


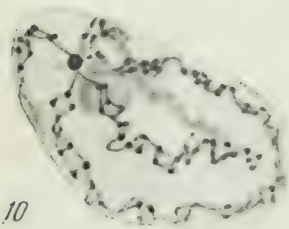


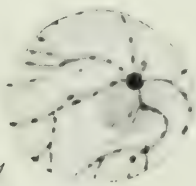


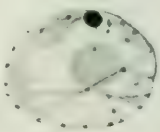




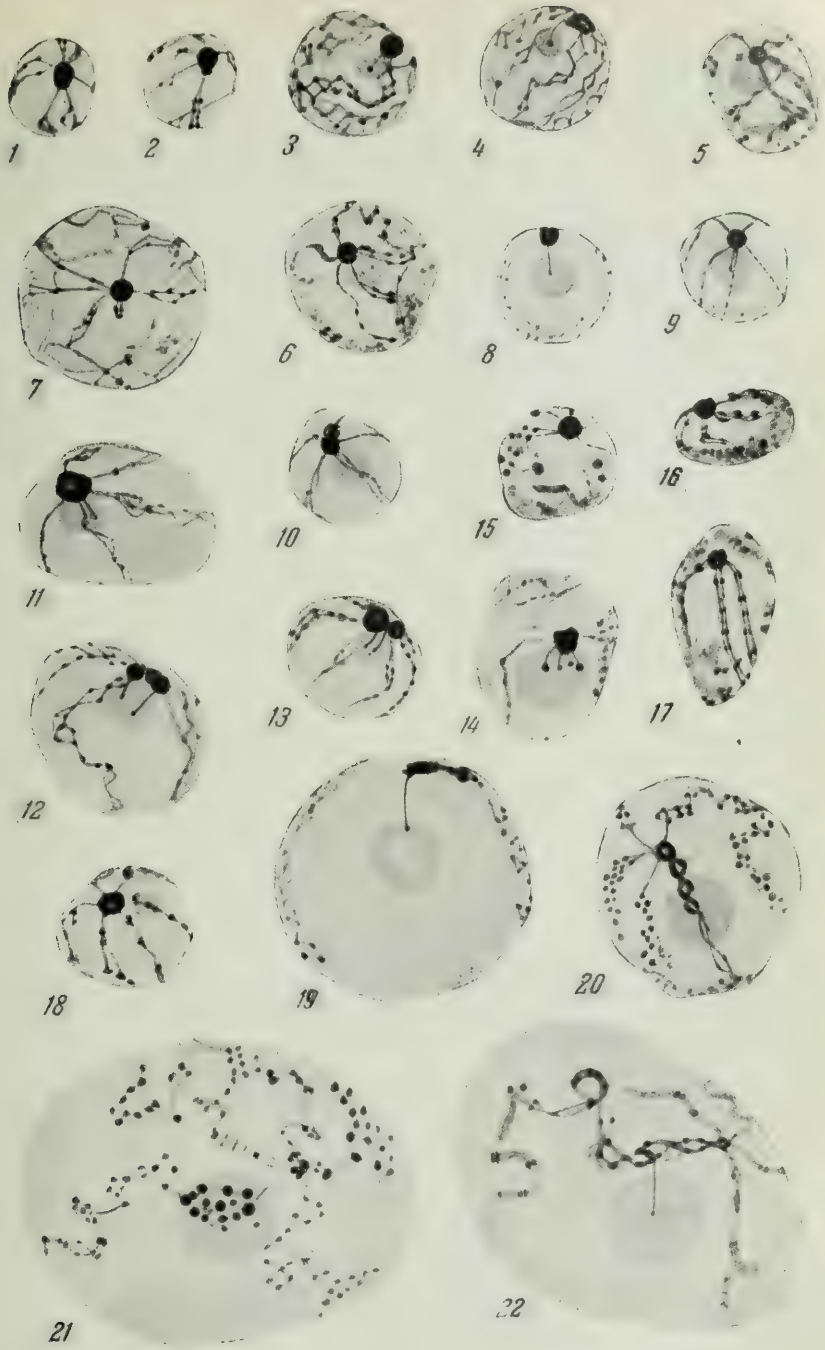




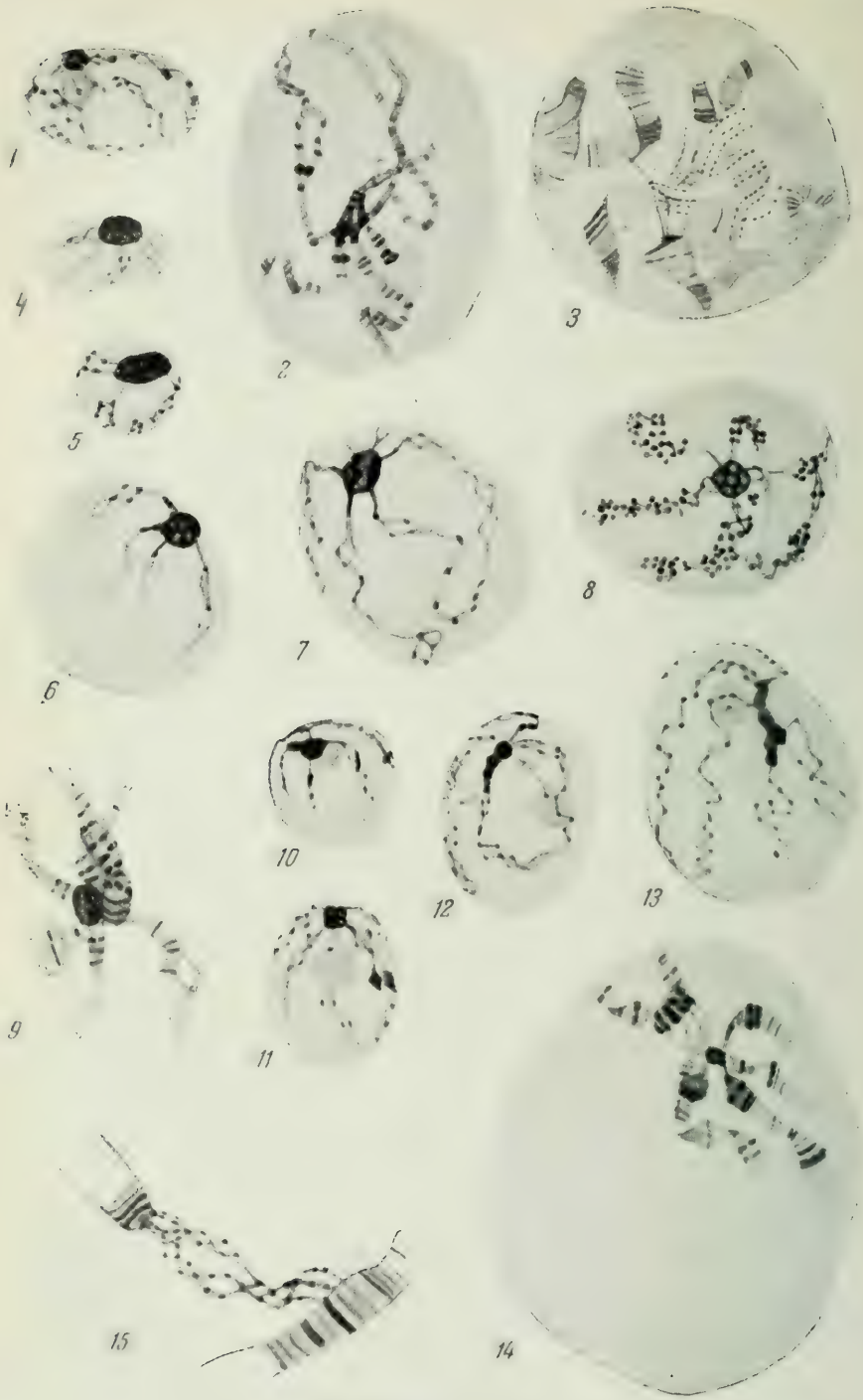




MASSON ET Cie, ÉDIT.



MASSON ET Cie, ÉDIT.



MASSON ET Cie, ÉDIT.

MASSON ET Cie, ÉDIT.

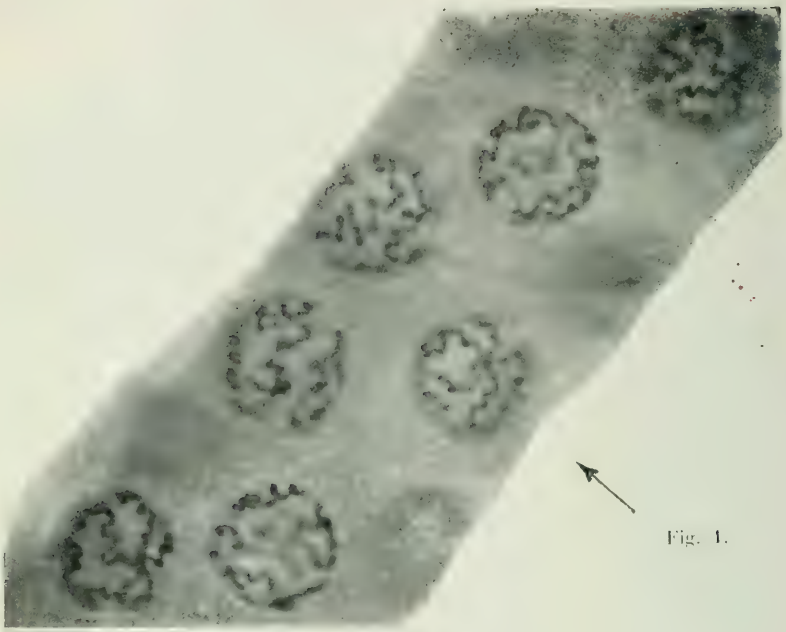


Fig. 1.

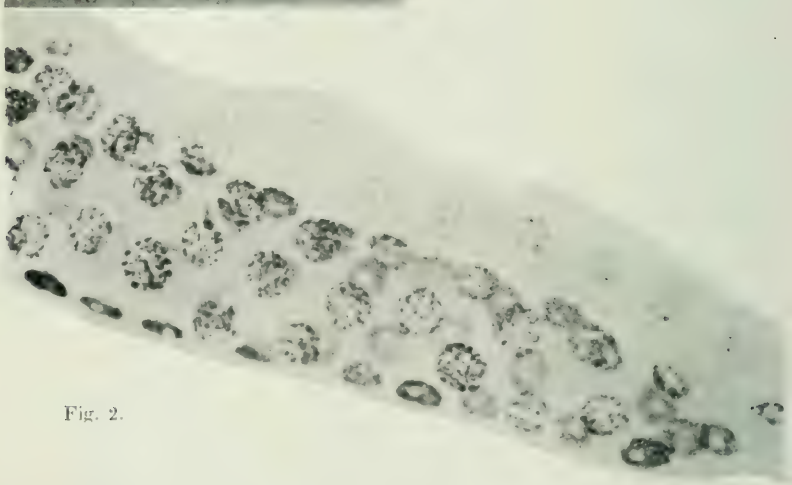


Fig. 2.

MASSON ET Cie, ÉDIT

ETUDE EXPÉRIMENTALE DU GRÉGARISME ET DE L'INTÉRATTRACTION SOCIALE CHEZ LES BLATTIDES

Par André LEDOUX

SOMMAIRE

INTRODUCTION. — Définition du grégarisme 76
I. — Mise en évidence de l'interattraction chez *Periplaneta orientalis* et *Blattella germanica* 76
II. — Étude des rythmes d'activité 82
III. — Étude systématique du grégarisme 84
a. Mode de formation du groupement 84
b. Définition des quantités caractéristiques : grégarisme total et grégarisme maximum 84
c. Variation du grégarisme 85
α. Avec les facteurs internes 85
β. Avec les facteurs externes 87
d. Facteurs déterminant l'interattraction 99
α. Nature de l'attraction 99
β. Organes sensoriels servant à cette attraction 102
V. — CONCLUSIONS 103

INTRODUCTION

De nombreux animaux vivent en société ; ce fait est particulièrement connu chez les Insectes où les sociétés de Fourmis, Abeilles et Termites ont été souvent étudiées et décrites. Aussi des chercheurs se sont demandé pourquoi certains animaux vivent groupés, alors que d'autres sont solitaires et même ne tolèrent la présence de leurs semblables qu'au delà d'une certaine distance, et quelle est chez les animaux sociaux la nature de l'attraction qui les lie ?

Mais, chez ceux-ci, l'étude du phénomène social élémentaire, de cette interattraction, est délicate, car elle disparaît derrière la complexité de la différenciation très poussée en castes.

Aussi faut-il s'adresser à des animaux qui présentent ce phénomène à l'état rudimentaire.

Chez les Insectes, de nombreux types de groupements ont été décrits : rassemblements temporaires de sommeil connus chez les Hyménoptères, Lépidoptères et Odonates, rassemblements saisonniers (Coccinellides, Acridiens), rassemblements familiaux (larves issues d'une même ponte), ou rassemblements permanents par petits groupes (Forficules, Blattides).

La présente étude a été faite sur deux espèces de Blattes : *Periplaneta orientalis* et *Blattella germanica*.

I. — MISE EN ÉVIDENCE DE L'INTERATTRACTION CHEZ *PERIPLANETA ORIENTALIS* ET *BLATTELLA GERMANICA*

Choix du matériel. — Dans son livre sur les Orthoptères, Chopard (1938) rapporte les faits suivants :

« On observe chez un certain nombre d'Orthoptères une tendance à se rapprocher des individus de leur propre espèce et à rester groupés en nombre plus ou moins considérable. Cette tendance se manifeste dans différents groupes : Blattes, Forficules, Grillons en particulier...

« ... Chez les Blattes, l'instinct grégaire se manifeste très fréquemment surtout dans le premier âge. Ainsi les larves du premier et du second stade de *Blattella germanica* restent groupées en masse, mais ont tendance à se séparer dans la suite...

» ... Dans d'autres cas, au contraire, on constate la persistance du grégarisme qui mène à une très vague association familiale comprenant, à la fois, adultes des deux sexes et des jeunes...

» ... Les Orthoptères à tendance grégaire se rencontrent rarement isolés ; on les trouve au contraire toujours réunis dans les mêmes abris, rapprochés les uns contre les autres, comme s'ils sentaient le besoin d'un contact entre eux ; dans la plupart des cas, on trouve ainsi groupés à la fois des jeunes et des adultes de la même espèce.

» Comme ces Insectes se trouvent habituellement réunis en des points qui constituent, pour eux, un abri de choix, sous des pierres ou des écorces par exemple, il est difficile de faire la part qui revient dans ces rassemblements à l'attraction du milieu et l'instinct grégaire. On peut être tenté de les attribuer uniquement aux tropismes. Mais l'interattraction y joue également un rôle d'une certaine importance.

» Si on rassemble, par exemple, des Blattes en grand nombre dans un récipient et qu'on leur offre plusieurs abris semblables, consistant en des tubes de carton, on constate que presque tous les individus se réuniront dans un des tubes, délaissant les autres, sans aucune raison apparente. De même, si, dans la même cage, se trouvent réunis Blattes et Grillons, les uns et les autres se grouperont dans les abris, mais séparément. L'attraction spécifique qu'exercent les individus entre eux joue donc parfois le rôle prépondérant. »

L'intérêt des Blattes est d'autant plus grand qu'elles ont, dans le temps, une origine très ancienne (on trouve des Blattes analogues aux Blattes actuelles dès le Carbonifère), et qu'elles sont proches parents des Isoptères ou Termites, chez qui l'organisation sociale atteint un si grand développement.

Technique d'élevage. — Les Blattes sont élevées en flacons de Lacaze-Duthiers, à la température de 25° à 30°, en semi-obscurité (1). Au fond des flacons, on place un peu de semoule de Maïs ou de farine de Blé. On ajoute, de temps en temps, un peu de levure de bière fraîche. Un tube de verre rempli d'eau et bouché par un tampon de coton bien serré entretient l'humidité nécessaire.

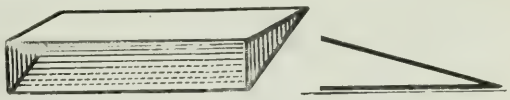


Fig. 1. — Schéma des abris en zinc mis à la disposition des Blattes.

Caractéristiques du développement. — *Periplaneta* est à croissance très longue (un an), ne se reproduit qu'une fois par an et est moins résistant que *Blattella*, aux variations de température et d'humidité du milieu.

Blattella croît très rapidement, et on peut en obtenir jusqu'à quatre ou

(1) La semi-obscurité est obtenue par une lampe de 50 bougies, entourée d'un papier noir ne laissant passer les rayons lumineux que par quelques petites ouvertures.

cinq générations par an ; mais ses réactions sont moins nettes que celles de *Periplaneta*.

Dispositif expérimental. — Pour réaliser l'expérience à laquelle CHOPARD fait allusion, j'ai disposé dans des cristallisoirs plusieurs abris de formes et de nature différentes : 1° tubes en verre, à parois lisses ; 2° tubes en carton noir, présentant des aspérités ; 3° abris en zinc formant un angle dièdre (fig. 1).

Les Blattes préfèrent les tubes en carton noir et les abris en zinc où leurs griffes trouvent à s'accrocher.

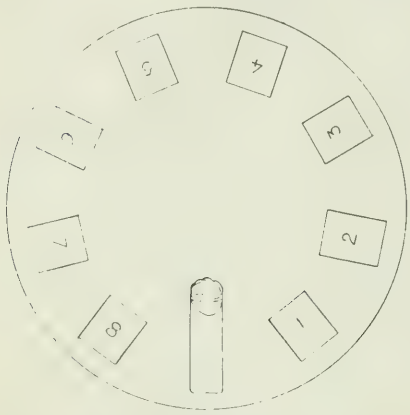


Fig. 2. — Disposition des abris en forme de coin pendant une expérience. Les ouvertures sont ici tournées vers l'extérieur.

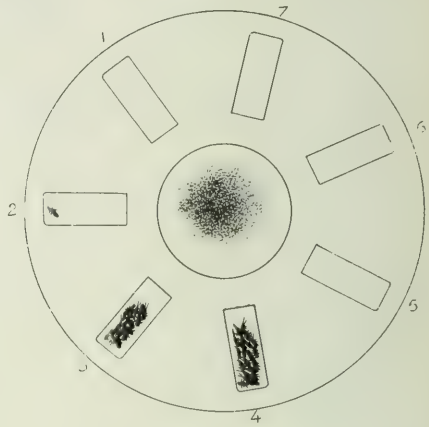


Fig. 3. — Mise en évidence du grégarisme chez *Blattella germanica* (larves 4e stade) dans les tubes de verre servant d'abris (d'après une photographie). Les Blattes sont rassemblées dans deux tubes seulement (3 et 4). Au centre, verre de montre avec semoule de Maïs.

Les abris sont disposés en cercle dans le cristallisoir, de façon à être tous semblablement situés quant aux influences extérieures (fig. 2 et 3).

Après chaque observation, les abris sont soigneusement lavés à l'eau, puis à l'alcool, de façon à ne conserver aucune odeur.

Les séries d'expériences ont donné les résultats suivants :

Periplaneta orientalis. — Semi-obscurité, 25°, 11 Blattes et 7 abris.

N° des abris.	*Nombre de Blattes dans chaque abri à :*			
	9-10 h.	*11 h.*	*14-15 h.*	*7 h.*
1	0	4	8	3
2	1	0	1	0
3	6	2	0	0
4	3	0	0	1
5	0	2	0	0
6	1	3	2	7
7	0	0	0	0

Blattella germanica. — Mêmes conditions, 12 Blattes et 10 abris.

N° des abris.	*Nombre de Blattes dans chaque abri à :*			
	9-10 h.	*11 h.*	*14-15 h.*	*17 h.*
1	0	0	4	0
2	8	0	1	1
3	0	0	0	0
4	1	5	1	0
5	0	3	3	9
6	0	0	0	2
7	1	2	2	0
8	2	0	0	0
9	0	0	1	0
10	0	2	0	0

Ces chiffres permettent de remarquer que :

1° Bien que les abris soient tous identiques à tous égards, certains sont vides et d'autres abondamment fréquentés ;

2° Ce ne sont jamais les mêmes abris qui sont élus ;

3° Au cours de la journée, des heures paraissent particulièrement favorables à la formation du groupement.

Les deux premiers points montrent qu'il ne s'agit pas là d'un phénomène de « foule ».

Le troisième, qu'il existe des phases d'activité et de repos qu'il s'agit de déterminer.

Cependant, reprenons une série de 50 expériences avec 5 abris et 5 Blattes (*Blattella germanica*) ; étudions le nombre maximum de Blattes réunies en un seul groupe et la fréquence de ce groupement. On peut établir un polygone de fréquence représenté par la figure 4. Il existe un maximum très net pour 4 Blattes.

Or, en supposant que ces animaux ne présentent aucune interattraction et se répartissent au hasard, quelle est la probabilité pour que, sur 5 Blattes au total, il y en ait 4 réunies dans le même abri ? La loi s'établit simplement de la façon suivante :

1° Probabilité pour avoir une Blatte dans chaque abri :

La première va où « elle veut », probabilité 1

La seconde doit aller dans un des quatre abris restants, donc, probabilité .... $\frac{4}{5}$

La troisième, même raisonnement, probabilité ..... $\frac{3}{5}$

La quatrième, — — ..... $\frac{2}{5}$

La cinquième, — — ..... $\frac{1}{5}$

dont la probabilité est de $1 \times \frac{4}{5} \times \frac{3}{5} \times \frac{2}{5} \times \frac{1}{5} = \frac{4!}{5^4}$ (règles des probabilités composées).

2° Probabilité pour que les 5 Blattes se groupent dans 4 abris différents, c'est-à-dire probabilité pour en avoir 2 dans le même abri.

Un même raisonnement donne :

$$\frac{4 \times 3 \times 2}{5^4} = \frac{4!}{5^4}$$

3° Probabilité pour en avoir 3 dans le même abri.

$$\frac{4 \times 3}{5^4}.$$

4° Probabilité pour en avoir 4 dans le même abri :

La première va où « elle veut », probabilité 1

La seconde doit aller dans le même abri, probabilité ..... $\frac{1}{5}$

La troisième — — — ..... $\frac{1}{5}$

La quatrième — — — ..... $\frac{1}{5}$

La cinquième doit aller dans un des quatre abris restant libres, probabilité... $\frac{4}{5}$

Donc, au total, probabilité ..... $\frac{4}{5^4}$

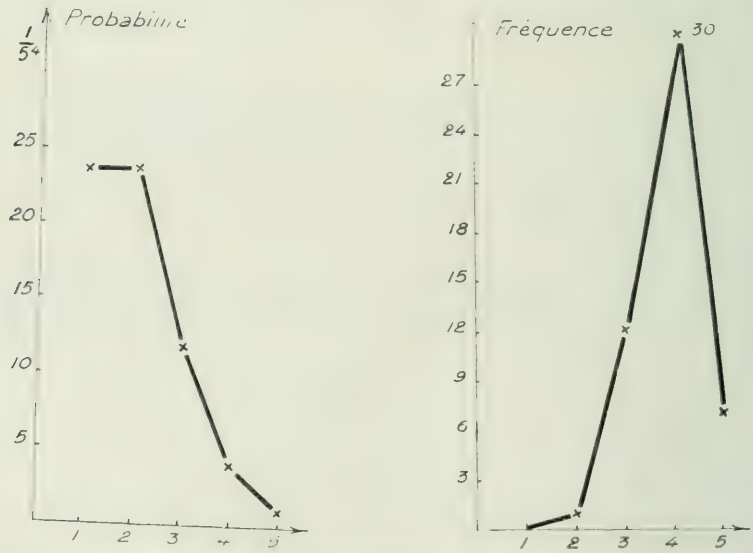


Fig. 4. — Courbes de probabilité et de fréquence du groupement.

5° Probabilité pour avoir 5 Blattes dans le même abri :

$$\frac{1}{5^4}.$$

On peut tracer alors la courbe exprimant la loi de probabilité (fig. 4).

La formule générale donnant la probabilité pour que, disposant de n Blattes et de n abris on ait p Blattes dans un même abri, est :

$$\left(\frac{1}{n}\right)^{p-1} \frac{(n-1)(n-2)\ldots p}{n^{n-p}}.$$

Comparant les deux courbes de la figure 4, on voit que la probabilité pour que l'on ait 4 Blattes dans le même abri est très faible, alors que, pratiquement, c'est cette solution qui est le plus souvent adoptée.

C'est donc que les lois du hasard ne régissent pas seules la formation de ce groupement ; comme ce n'est pas une foule, il s'agit d'un phénomène social.

Expériences personnelles montrant cette interattraction (expériences sur *Periplaneta orientalis*) :

1° Dans un cristallisoir, disposons 2 cylindres d'étamine ou de toile métallique (fig. 5); dans l'un d'eux, plaçons 2 Blattes et, dans l'autre, aucune.

Lâchons d'autre part, dans le cristallisoir, 2 autres Blattes. Au bout d'une heure, on retrouve, dans 90 p. 100 des cas, ces 2 Blattes rassemblées sur le cylindre occupé par leurs congénères.

On obtient le même résultat si on opère avec un tube de verre horizontal fermé par un morceau d'étamine.

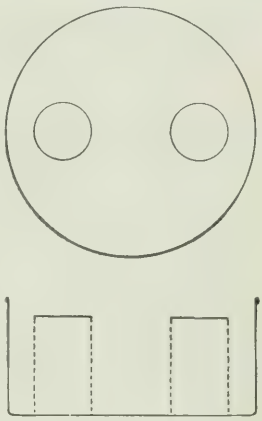


Fig. 5. — Schéma d'une première expérience pour la mise en évidence du grégarisme.

On observe un résultat négatif si l'on remplace l'étamine par un morceau transparent de cellophane. Les Blattes libres se rassemblent entre elles, mais non à côté du tube renfermant les autres.

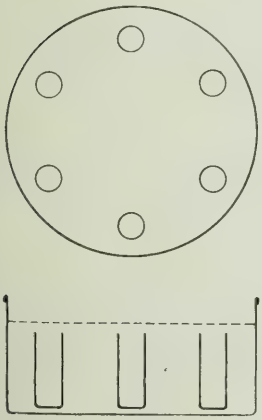


Fig. 6. — Schéma d'une seconde expérience pour la mise en évidence du grégarisme.

2° Dans un cristallisoir, on place 5 ou 6 tubes de 5 centimètres, verticaux, surmontés par une toile métallique (fig. 6). Dans un de ces tubes, on met 3 Blattes, et on en lâche quelques autres sur la toile métallique.

A 25°, en semi-obscurité, au bout de deux jours, les Blattes se groupent au-dessus du tube renfermant leurs congénères.

Si l'on recommence l'expérience avec des tubes moins élevés (2 centimètres), toutes choses égales d'ailleurs, les Blattes se groupent au-dessus du tube, quelques heures après le début de l'expérience.

Ces résultats montrent qu'il existe une interattraction entre les individus.

Les mêmes expériences faites sur *Blattella germanica* donnent des résultats analogues, bien que moins nets.

II. — ÉTUDE DES RYTHMES D'ACTIVITÉ

On a remarqué précédemment que les groupements ne se forment qu'à certaines heures de la journée, en rapport avec les périodes d'activité et de repos. Afin d'étudier le grégarisme à ses heures optimum, il faut au préalable déterminer celles-ci.

Dispositif expérimental. — On se sert d'un « actographe ».

Une cage en « rhodoïd », en équilibre indifférent autour d'un axe, peut

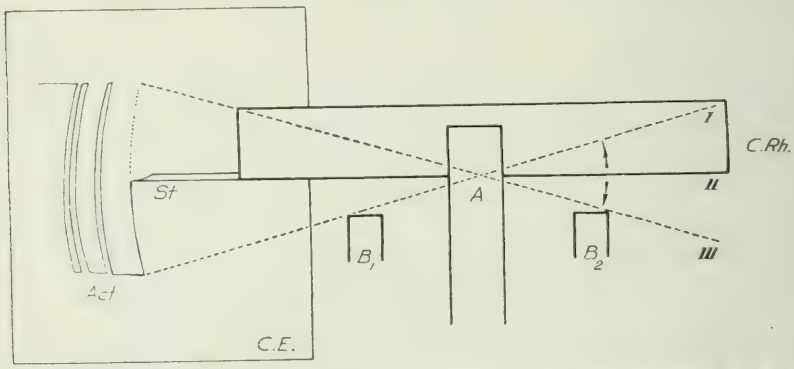


Fig. 7. — Schéma de l'actographe. — A, axe de rotation ; A*ct*, actogramme ; B_1-B_2, butoirs ; C. E., cylindre enregistreur ; C. R*h*, cage en « rhodoïd » ; *St*, stylet inscripteur ; I, II, III, différentes positions de la cage.

osciller entre deux butoirs. Elle est munie d'un stylet inscripteur qui frotte sur un cylindre noirci.

L'animal, placé dans la cage, la fait osciller à ses heures d'activité; le cylindre enregistre une série de traits parallèles verticaux, très serrés. Un trait horizontal indique sa situation.

La position des traits verticaux indique les heures d'activité. La comparaison des longueurs des traits horizontaux et de l'espace occupé par les traits verticaux donne une idée de l'activité de l'animal (fig. 7).

On opère dans une semi-obscurité obtenue en masquant de papier noir une lampe de 50 bougies.

Résultats. — Les animaux mis en expérience sont :

Periplaneta orientalis larves des 4e, 5e, 6e stades et adultes. Aucun rythme n'a pu être décelé; l'animal se meut toutes les deux ou trois heures pendant quelques minutes (courbe I, fig. 8).

Blattella germanica. — Les larves des 1er et 2e stades n'ont pas de rythme décelable, car elles sont tout à fait inactives. Vers les 3e-4e stades, elles

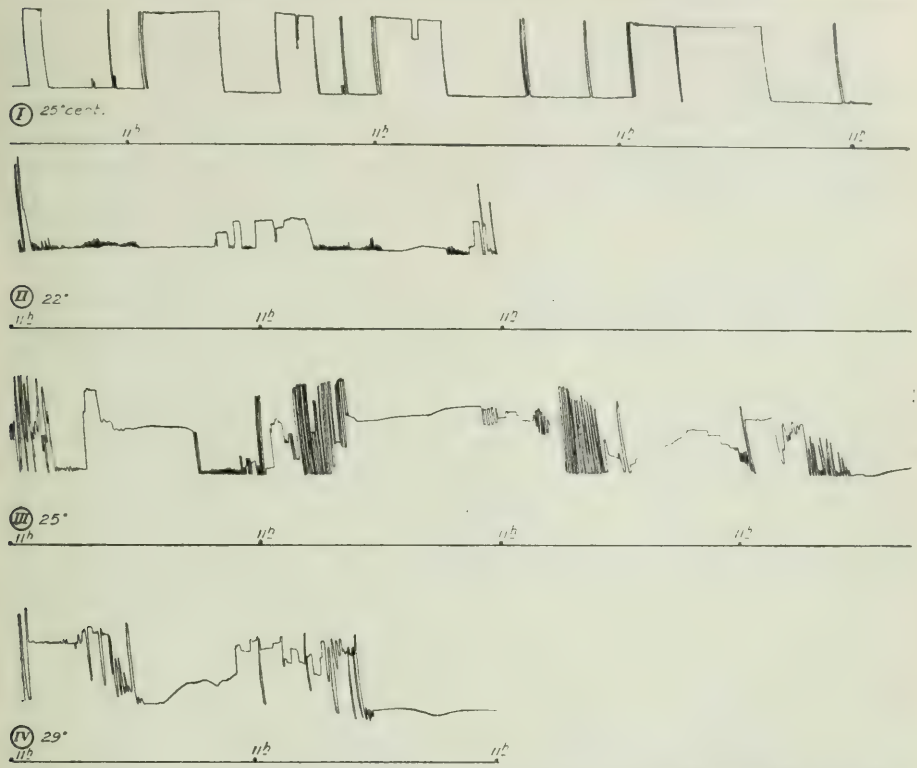


Fig. 8. — Divers actogrammes. — I, *Periplaneta orientalis*, température 25° ; II, *Blattella germanica*, température 22° ; III, *Blattella germanica*, température 25° ; IV, *Blattella germanica*, température 29°. — *Periplaneta orientalis* est une larve du 5e stade ; *Blattella germanica* est un mâle adulte.

acquièrent un rythme qui se conserve à l'état adulte; le maximum d'activité se place vers 13 heures-15 heures.

Le temps d'activité, d'ailleurs, varie avec la température :

A 22°, figure 8, courbe II, période d'activité ..... $\frac{2}{9}$ de la journée.

A 25°, figure 8, courbe III, période d'activité ..... $\frac{3}{9}$ —

A 30°, figure 8, courbe IV, activité fébrile..... $\frac{5}{9}$ —

L'observation directe des animaux montre que l'activité croît avec la température, aux alentours de 20°, marque un palier de 23° à 26°, puis croît de nouveau et, très rapidement, au delà de 27°.

La courbe de la figure 9 montre l'allure générale de la variation d'activité avec la température.

III. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DU GRÉGARISME

a. **Mode de formation du groupement.** — Supposons que nous lâchions une dizaine de Blattes (*Periplaneta*) dans un cristallisoir contenant 6 ou 7 abris. Le récipient étant éclairé, les Blattes manifestent un phototropisme négatif très marqué et se répartissent au hasard dans les abris.

Mais, quelques minutes après (dix ou quinze), quand le trouble causé par le brusque changement auquel les Blattes ont été soumises est passé, on constate que certains individus ne tardent pas à remuer et, malgré la lumière, à quitter leur abri.

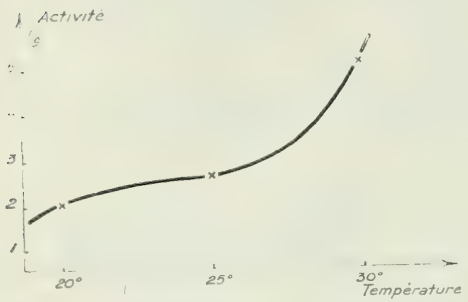


Fig. 9. — Courbe représentant l'allure générale de la variation de l'activité en fonction de la température, déduite des actogrammes précédents.

En examinant l'abri abandonné, on voit en général qu'il n'y a pas d'autres Blattes àl'intérieur. L'animal se précipite alors vers l'abri le plus proche. Si cet abri est vide, il le quitte aussitôt ; s'il contient plus de 2 Blattes, dans 80 p. 100 des cas, il y reste.

Si l'abri contient déjà 1 ou 2 Blattes, le résultat est variable. Le nouveau venu peut ou non y demeurer.

L'olfaction doit jouer un rôle important dans la formation du groupement, car, si nous laissons, parmi des abris passés à l'alcool, un abri non nettoyé et où des Blattes ont séjourné un certain temps, et que nous lâchions une Blatte dans l'enceinte, c'est cet abri qui, après quelques hésitations, est presque toujours choisi, donc l'animal répand une odeur, et il se guide sur une odeur.

Cette observation a été répétée avec *Blattella* (larves et adultes des deux sexes). Les résultats sont analogues, mais toutefois moins nets.

D'une façon générale, *Blattella* donne des résultats moins précis que ceux de *Periplaneta*.

Est-ce que ce sont les mêmes animaux qui reviennent se grouper ensemble ?

Des marques au vernis faites sur certains individus ne semblent pas le montrer.

b. **Définition du grégarisme total et du grégarisme maximum.** — Pour étudier comment varie le grégarisme avec différents facteurs, il faut définir les variables les plus caractéristiques, ce sont :

1° *Le grégarisme total*, c'est le rapport entre le nombre d'animaux réunis par 3 et plus de 3, au nombre total d'animaux ramené à 100.

J'ai adopté 3 comme nombre minimum en raison de la stabilité de ce groupement chez des animaux même nouvellement assemblés.

2° *Le grégarisme maximum*, c'est le rapport entre le nombre de Blattes, dans le groupement le plus important et le nombre total d'animaux ramené à 100.

c. **Variation de ces deux quantités.** — 1° Facteurs internes. — *Jeûne.* — J'ai laissé jeûner pendant un mois, à 25°, en semi-obscurité, les deux genres de Blattes, sans remarquer de changement dans leur comportement grégaire.

Jusqu'au quinzième ou vingtième jour, les périodes d'activité demeurent les mêmes pour *Blattella*, et la valeur moyenne des grégarismes total et maximum ne varie pas.

Puis, après avoir manifesté une augmentation d'activité de quatre à cinq jours, celle-ci ne cesse de diminuer jusqu'au moment où certains animaux meurent, qui sont rapidement dévorés par leurs congénères, ce qui modifie les conditions de l'expérience.

Soif. — La question de la variation du grégarisme avec la soif est liée à celle de la variation de l'état hygrométrique de l'air, qui sera examinée plus loin ; on ne peut, en effet, introduire de l'eau sans modifier un peu cet état hygrométrique. Pour des températures supérieures à 25°, les Blattes, surtout *Periplaneta*, sont très sensibles au manque d'humidité. Un animal placé accidentellement sur la face dorsale et qui ne peut se retourner meurt desséché en quelques heures.

Blattella est beaucoup plus résistante.

Age. — La variation du grégarisme avec le stade larvaire s'établit comme suit chez *Blattella germanica.*

Les jeunes sortant de l'oothèque restent groupés, sans abris, en un seul amas d'ailleurs peu dense. Si on les sépare en soufflant dessus par exemple, le groupement se reforme rapidement en général au même endroit ; ces jeunes larves sont d'ailleurs complètement inactives par elles-mêmes. Ici grégarisme total = grégarisme maximum = 100 p. 100. Voici les résultats de séries de 20 expériences.

Blattella :

	Stade larvaire.	*Ire série.*	*2e série.*	*3e série.*	*Moyenne.*
	1	100	100	100	100
	2	100	96	98	98
	int.	92	97	93	94
	3	95	96	94	95
	int.	95	87	88	90
	4	90	91	89	90
	int.	85	82	82	83
	5	81	78	81	80
	int.	75	78	81	78
	6	78	79	80	79
	int.	80	75	82	79
	7	76	81	77	78
Adultes		78	81	78	79

Periplaneta :

	Stade larvaire.	*1re série.*	*2e série.*	*3e série.*	*Moyenne.*
	3	87	82	86	85
	int.	85	84	86	85
	4	80	85	81	82
	int.	80	83	77	80
	5	80	80	80	80
	int.	75	80	79	78
	6	78	78	81	79
	int.	75	75	78	76
Adultes	7	77	72	76	75
		75	73	77	75

Les mesures sont faites soit au voisinage de la période de mue (les chiffres indiquant le nombre de mues), soit vers le milieu de l'intermue (*int.*).

Ces variations sont représentées par les courbes de la figure 10.

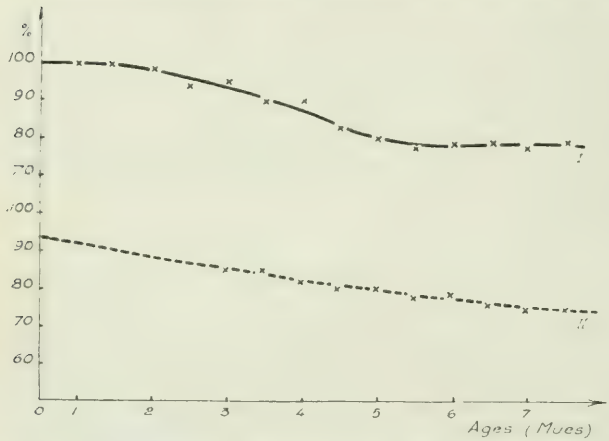


Fig. 10. — Variation du grégarisme total avec le stade larvaire. — I, *Blattella germanica* ; II, *Periplaneta orientalis*.

On voit qu'il y a décroissance depuis la naissance jusqu'au stade adulte.

Étant donnée la forme de la courbe pour *Periplaneta*, on peut supposer que, chez les jeunes larves, le grégarisme total est plus grand que pour les adultes. Je n'ai pas pu faire l'expérience avec des jeunes aux stades 1 et 2 (1).

Sexe. — On commence à pouvoir distinguer les sexes d'après la forme du corps, à partir des 5e-6e stades, chez *Blattella germanica.*

Si on groupe des larves présumées mâles, on observe un grégarisme total peu différent du résultat obtenu avec le mélange des deux sexes.

Si on groupe des larves présumées femelles, le grégarisme total diminue de 15 p. 100; mais ces larves, qui restent isolées quand elles se trouvent avec des larves du même sexe, manifestent des tendances grégaires quand on les réunit à nouveau avec des larves présumées mâles.

Avec les adultes, il existe une différence de même sens pour le grégarisme total, mais moins marquée (7 p. 100 à 10 p. 100). Cependant les femelles porteuses d'oothèques sont très souvent solitaires.

(1) Des expériences en cours semblent confirmer ce résultat, qui n'atteint cependant pas 100 p. 100 comme chez *Blattella*; les larves de *Periplaneta* sont très actives.

Chez *Blattella*, le grégarisme serait peut-être dû, chez les larves âgées et chez les adultes, en partie, à une attraction sexuelle.

Chez *Periplaneta*, il n'est pas possible de distinguer extérieurement les sexes avant la mue imaginale ; chez les adultes je n'ai pas noté de différences, mais le nombre sur lequel j'ai expérimenté est trop faible pour permettre de conclure avec quelque certitude.

Famille. — Il était intéressant de noter si le grégarisme des jeunes *Blattella* était dû au fait qu'elles étaient issues de la même oothèque.

Pour cela, on réunit les jeunes larves du même âge, provenant de deux femelles différentes ; les résultats sont les suivants :

Pour de petits nombres, dans chaque famille (8-12), il y a mélange complet des deux.

Si le nombre total est supérieur à 25, on constate, en général, une dissociation en deux ou trois groupes, dont un très important et les autres nettement plus faibles ; des marques colorées montrent que les animaux de chaque famille sont répartis de façon très variable dans chaque groupe.

La théorie qui fonde le phénomène social et toute interattraction sur la vie familiale ne joue pas ici.

2° Facteurs externes. — *Lumière.* — Le rôle de la lumière doit être étudié du double point de vue de l'intensité lumineuse et de la qualité des radiations.

Pour cela, j'ai utilisé des lampes d'intensité lumineuse variable, depuis une intensité nulle jusqu'à 125 bougies, en maintenant la température constante. Des séries de 20 expériences ont montré une constance du grégarisme dans la limite des variations de 1 à 2 p. 100 au maximum, inévitables pour un nombre si restreint d'expériences.

En ce qui concerne la qualité des radiations, on interpose, entre la source lumineuse et les animaux, des écrans colorés et étalonnés, c'est-à-dire laissant passer un flux lumineux connu (cette dernière condition n'étant pas indispensable, puisque l'expérience précédente montre que l'énergie lumineuse n'intervient pas quand on maintient l'étuve à température constante).

Avec des écrans violet, bleu, vert, jaune, rouge, je n'ai noté aucune variation appréciable du grégarisme. Le violet et le bleu semblent toutefois conférer aux animaux une activité plus grande.

Température. — J'ai fait varier la température de 12° à 35°. De 12° à 18°, on constate une reprise très lente de l'activité et, chez *Blattella*, du rythme d'activité. Puis, à partir de 20°, on peut noter la formation de groupements différents avec les heures de la journée.

On a obtenu les résultats suivants :

Blattella germanica : 4 séries de 25 expériences :

	Température.	1re série.	2e série.	3e série.	4e série.	Moyenne.
Larves du 1er stade.	20	100	100	100	100	100
	22	100	100	100	100	100
	25	100	96	98	100	99
	28	100	99	96	97	98
	30	90	88	92		90

	Température.	1re série.	2e série.	3e série.	4e série.	Moyenne.
Larves des 4e-5e stades et adultes...	20	68	70	67	74	70
	23	74	75	75	76	75
	25	78	77	79	78	78
	27	72	75	75	74	74
	30	72	73	68	67	70

Ces courbes, représentées par la figure 11, montrent que l'écart entre les différentes moyennes est beaucoup moins grand au voisinage de 78 p. 100 à 25° (77-79) que vers 70 p. 100 à 20° (68-74), ou 70 p. 100 à 30° (67-73).

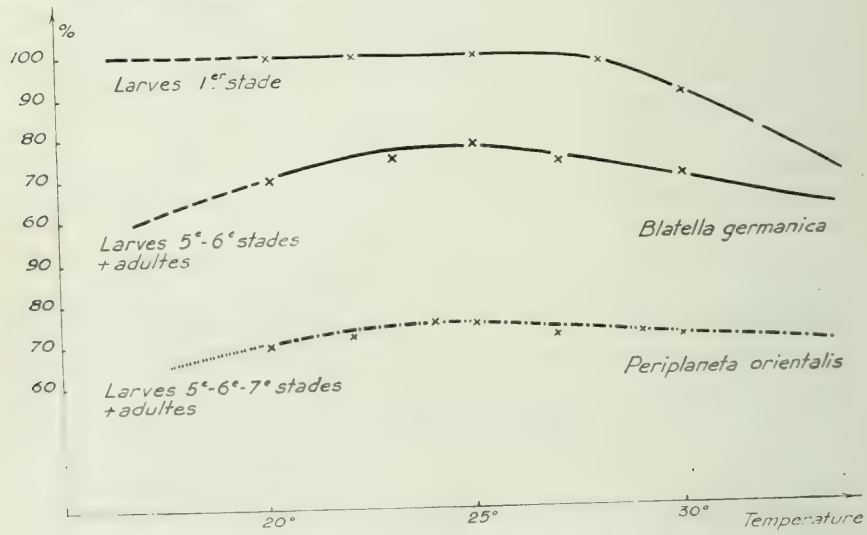


Fig. 11. Variation du grégarisme total en fonction de la température.

On peut donc conclure à un maximum de stabilité du groupement vers 25°.

Periplaneta orientalis :

	Température.	1re série.	2e série.	3e série.	4e série.	Moyenne.
Larves des 5e-6e stades et adultes...	20	68	71	71	70	70
	22	71	73	72	72	72
	24	76	75	76	74	75 +
	25	75	74	74	75	75 —
	27	70	73	72	72	72 —
	29	73	71	72	72	72
	30	70	69	73	72	71
	32	67	72	70	71	70

La courbe est représentée par la figure 11.

Hypothèse tendant à expliquer cette action de la température. — L'action de la température est une action complexe résultant en première approximation de la combinaison de :

1° La variation de l'état hygrométrique ;

2° La variation de la volatilité des substances odorantes ;

3° La variation de l'activité des Blattes.

Il n'est pas possible d'étudier la variation du grégarisme avec la température en ne considérant comme seul paramètre, par exemple, que l'état hygrométrique, puisque simultanément varient la volatilité des odeurs et l'activité. Si g représente le grégarisme, θ la température, e l'état hygrométrique, v la volatilité des odeurs et a l'activité, on peut écrire :

$$g = \varphi\,(\theta, e, v, a).$$

φ étant la fonction à déterminer et e, v, a variant avec θ.

On est donc amené à étudier les variations de g successivement en fonction de e, v, a, pour différentes valeurs constantes de θ.

Ayant obtenu expérimentalement les variations $g\,(e)$, $g\,(v)$, $g\,(a)$, on étudie les variations $e\ (\theta)$, $v\ (\theta)$, $a\ (\theta)$.

Portant ces valeurs sur trois axes de coordonnées, on obtient une surface dont toute section par un plan parallèle au plan des g, θ, donne la variation de g en fonction de θ, en supposant que l'on ne tient compte que d'un seul paramètre e, v, ou a.

La combinaison des courbes obtenues doit redonner la courbe $g\ (\theta)$ expérimentale, si θ, v, a sont les seuls facteurs entrant en jeu.

J'ai étudié ces trois phénomènes séparément chez *Blattella germanica.*

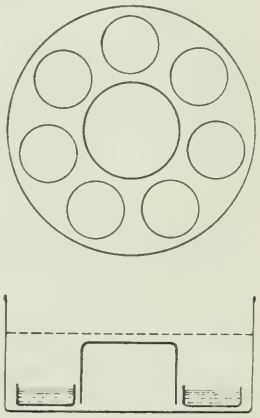


Fig. 12. — Schéma du dispositif permettant de déterminer le preferendum hygrométrique. Au-dessus des godets, un treillis sur lequel circulent les Blattes. (D'après Gunn et Kennedy.)

a. Rôle de l'état hygrométrique. — *Étude du preferendum hygrométrique. Dispositif expérimental.* — J'ai repris l'expérience de Gunn et Kennedy. On établit un état hygrométrique déterminé à l'aide de solutions d'acide sulfurique de concentration connue ; le dispositif utilisé est représenté par la figure 12.

Résultat. — Pour *Blattella germanica*, humidité relative : 30.

Pour *Periplaneta orientalis*, humidité relative : 60.

A l'aide des mêmes solutions titrées, on maintient un état hygrométrique constant dans le cristallisoir d'expérience.

Des séries de 20 expériences donnent :

Humidité.	*1re série.*	*2e série.*	*3e série.*	*4e série.*	*Moyenne.*
—	—	—	—	—	—
0	97	96	100	98	98
10	93	92	91		98
20	86	87	86	85	86
30	80	78	81	81	80
40	79	79	76	78	78
50	79	77	78	81	79
60	78	79	79	76	78
70	79	77	79		79
80	80	77	79		79
70	78	76	77		77
100	78	79	76		78

Ce qui donne la courbe (I) de la figure 13.

On voit que, pour des états hygrométriques très bas, le grégarisme est très élevé (98 p. 100), puis il diminue jusqu'à 77 p. 100-78 p. 100 vers le preferendum de 30 pour demeurer ensuite constant, ce qui peut s'expliquer ainsi :

Les *Blattella*, qui laissent évaporer beaucoup d'eau à travers leur cuticule et leurs stigmates, créent localement dans l'abri un état hygrométrique supérieur à celui de l'air ambiant, si bien que, pour des états hygrométriques très faibles, les *Blattella* cherchent à se grouper par hygrotropisme positif.

Quand la teneur en eau augmente, elles deviennent indifférentes, l'évaporation se faisant beaucoup moins active.

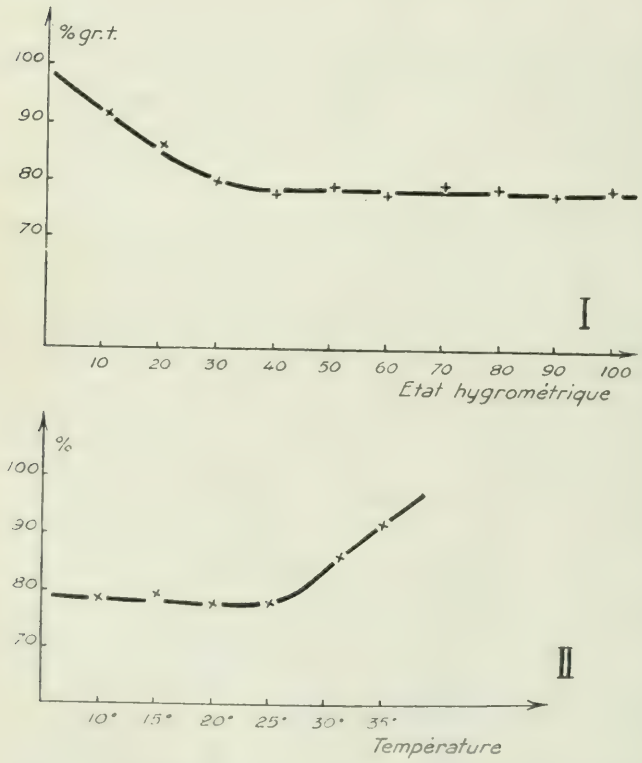


Fig. 13. — Variation du grégarisme total. — I, en fonction du degré hygrométrique ; II, en fonction de la température, compte tenu seulement de l'état hygrométrique (en bas).

Variation de e *avec* θ. En définissant l'état hygrométrique comme étant un rapport entre la tension f de la vapeur d'eau dans l'atmosphère consi-

dérée et la tension maximum $f_{(T)}$ de la vapeur d'eau à la même température, admettant la vapeur d'eau comme un gaz parfait, on a :

$$f = \frac{R}{V} T \text{ (T = température absolue)},$$

et

$$f_{(T)} \text{ tel que } \log. f_{(T)} = \alpha - \frac{\beta}{T} - \gamma \log T.$$

Il est inutile de calculer e avec une précision supérieure à celle des expériences sur le grégarisme, c'est-à-dire à 2/100e. Dans ces conditions, on peut assimiler la décroissance de l'état hygrométrique quand la température augmente à une portion de droite.

Prenant comme conditions initiales :

100 à 10°, c'est-à-dire la saturation, on arrive à 15 pour 35°, la quantité de vapeur d'eau demeurant constante. Combinant les résultats de (I) et de la courbe e (θ), on obtient la courbe (II) (fig. 13), qui montre que le grégarisme croît avec la température dès 25°, c'est-à-dire dès que l'état hygrométrique atteint 30 en décroissant.

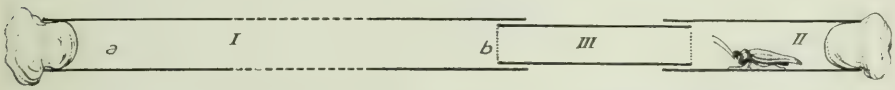


Fig. 14. — Schéma de l'appareil permettant d'étudier la volatilité des substances odorantes.

b. Rôle de la volatilité des substances odorantes. — *Dispositif expérimental.* — Il est représenté par la figure 14.

Un tube en verre I, long de 60 à 80 centimètres, est relié à un tube II, de 10 centimètres, par un tube III, terminé à ses deux extrémités par un morceau d'étamine, qui est susceptible de laisser passer les odeurs.

Si nous introduisons en I, dans son milieu, une Blatte, la probabilité pour qu'elle aille en *a* ou *b* est de 1/2 ; mais, s'il y a une attraction quelconque en *b*, on constate une fréquence plus forte de la présence de la Blatte en *b*.

Pour créer cette attraction, on place une dizaine de Blattes en II. Il y a émission d'odeurs. La diffusion est d'autant plus rapide que le tube III est plus court pour un même temps. Donc, tout en maintenant la température constante, nous faisons varier la longueur du tube III ; nous obtenons alors la variation de g en fonction de la volatilité des substances odorantes. On opère à différentes températures. On relève la position de la Blatte toutes les heures et, puisqu'il y a autant de chances pour qu'elle aille d'un côté que de l'autre, du nombre de fois où elle se trouve au voisinage de *b*, on retranche la moitié du nombre total d'observations, puis avec ce nombre on calcule le pourcentage de cas favorables par rapport à la moitié du nombre des observations.

Les résultats obtenus sont les suivants :

Température.	*Longueur du tube.*	*Expérience.*	*Moyenne.*
20°	2cm,5	37 48 41	42
	7 cm.	28 30 27	25
	7cm,5	0 6 1	3
	10 cm.	0 1 0	0
25°	2cm,5	47 52 51	50
	5 cm.	32 28 38	33
	7cm,5	10 17 25	17
	10 cm.	1 0 3	1
30° ...	2cm,5	50 58 61	56
	5 cm.	41 35 39	38
	7cm,5	25 26 28	26
	10 cm.	9 5 11	8

On obtient les trois courbes de la figure 15 (I).

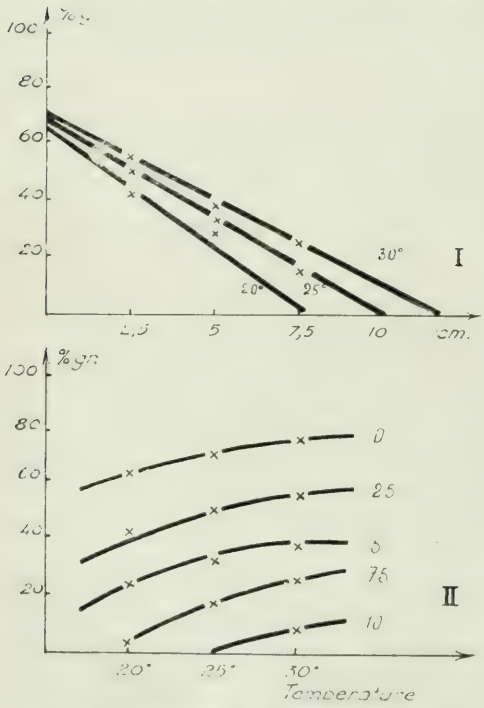


Fig. 15. Variation du grégarisme total. I, mesuré avec l'appareil de la figure 14 ; II, en fonction de la température, compte tenu seulement de la volatilité des substances odorantes.

Si, au lieu de porter les trois courbes dans le même plan, on trace un axe de coordonnées des températures perpendiculaires au plan *g* — *cm*, on obtient ainsi une surface dont les sections par des plans parallèles au plan *g*-θ et passant par les points 2,5 — 5 — 7,5 — 10 centimètres sont représentées en projection par la figure 15 (II).

En extrapolant, on peut tracer la courbe passant par le point 0 centimètre, ce qui est le cas normal pour les animaux en liberté.

Il n'était pas possible de faire l'expérience avec un tube III réduit à 0 centimètre, c'est-à-dire à un simple morceau d'étamine, car, dans ces conditions, il y aurait eu un contact direct entre les Blattes, ce qu'il fallait justement éliminer en raison du thigmotropisme positif de ces animaux.

On obtient ainsi la courbe 0 de la figure 15 (II).

c. Rôle de l'activité. Nous avons déjà obtenu la courbe (fig. 9), indiquant les variations de l'activité avec la température.

On peut admettre que le grégarisme varie en raison inverse de l'activité. Donc, l'allure générale de la variation du grégarisme avec la température due à l'activité peut être représentée par la courbe III (fig. 16).

Cherchons à associer les trois courbes obtenues. On a la figure 16, qui montre une résultante avec un maximum, comme celui de la courbe obtenue expérimentalement.

Il ne faut pas chercher autre chose que la forme générale de la courbe, les mesures de volatilité et d'activité étant encore trop imprécises pour donner des résultats quantitativement exacts.

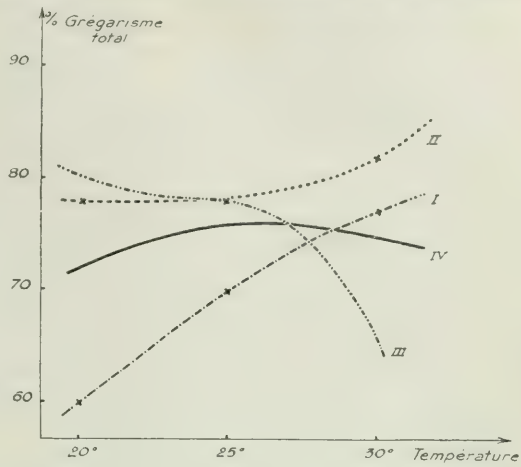


Fig. 16. — Variation du grégarisme total en fonction de la température : la courbe obtenue est la résultante (courbe IV) des courbes représentant, en fonction de la température, les variations du grégarisme total, compte tenu séparément de I, volatilité des odeurs ; de II, état hygrométrique ; de III, activité.

Influence de la surface mise a la disposition des Blattes. — Les expériences sont faites en faisant varier la taille des cristallisoirs où évoluent les Blattes. De plus, on opère avec ou sans abris. (Dans ce second cas, le dénombrement est plus délicat, car le moindre mouvement détruit le groupement.)

Les résultats obtenus sont les suivants :

Blattella germanica : séries de 30 expériences.

Diamètre des cristallisoirs.	*Nombre de Blattes. Adultes.*	*Avec abris. Moyenne.*
10 centimètres.	76 76 74 75	75
15 —	70 68 70 72	70
20 —	71 68 67 67	68
25 —	67 71 72 70	70
30 —	67 69 66 67	67
	Larves des 4e-5e stades.	
10 centimètres.	73 76 76 74	75
15 —	75 73 74 74	74
20 —	71 74 71 75	73
25	73 72 75 71	73
30 —	70 73 77 79	75

Blattella germanica : séries de 25 expériences.

Diamètre des cristallisoirs.	*Nombre de Blattes Adultes.*	*Sans abris. Moyenne.*
—	—	—
10 centimètres.	81 82 78	80
15 —	80 79 81	80
20 —	76 79 81	79
25 —	79 77 80	79
30 —	80 79 76	78
	Larves 4e-5e stades.	
10 centimètres.	80 83 81	81
15 —	82 84 84	83
20 —	80 84 85	83
25 —	83 81 81	82
30 —	80 79 83	81

Periplaneta orientalis : 3 séries de 30 expériences. Adultes et larves 4-5-6.

Avec abris.			*Sans abris.*		
Diamètre des cristallisoirs.	*Nombre total.*	*Moyenne.*	*Diamètre des cristallisoirs.*	*Nombre total.*	*Moyenne.*
—	—	—	—	—	—
10 cm.	76 74 75	75	10 cm.	91 91 89	90
15 —	74 77 76	76	15 —	90 93 90	91
20 —	77 77 79	78	20 —	94 92 93	93
25 —	76 78 78	77	25 —	94 90 95	93
30 —	79 76 77	78	30 —	90 94 93	92

La figure 17 montre que ce sont des droites.

On remarque que la place n'a pas d'influence sensible sur le grégarisme total.

Elle semble en avoir une sur le grégarisme maximum ; les groupements nombreux se réduisent quand l'aire augmente.

On remarque également que le grégarisme total est moindre quand les animaux ont des abris à leur disposition.

Ce résultat peut s'interpréter ainsi :

On sait l'habitude qu'ont ces animaux de se faufiler dans les interstices les plus étroits ; cela est dû à un *stéréotropisme* ou *thigmotropisme positif* très marqué.

On peut admettre que, lorsqu'il n'y a pas d'abris, les Blattes satisfont ce tropisme en se groupant les unes avec les autres (phénomène très net, surtout chez *Periplaneta*), tandis que, lorsqu'il existe des abris, particulièrement ceux en forme de coin, la proportion des isolés est plus forte, car ils trouvent dans la forme de ces abris les conditions satisfaisant à leur thigmotropisme positif. Cette observation est comparable à celle faite par Allee sur des Ophiurides (*Ophioderma*), qui se rassemblent et nouent leurs bras lorsqu'ils sont dans un aquarium nu, mais qui se séparent et s'accrochent aux Algues lorsqu'on en ajoute dans le bac.

Ce n'est pas là un phénomène social, mais ce que M. le professeur Grassé appelle dans son enseignement un *phénomène pseudo-social.*

Influence du nombre total d'individus. — Le grégarisme total se montre sensiblement constant. Le grégarisme maximum est plus intéressant à considérer.

On place dans un récipient autant de Blattes que d'abris; on obtient les résultats suivants :

Blattella germanica : 50 expériences. Larves des 5e et 6e stades et adultes.

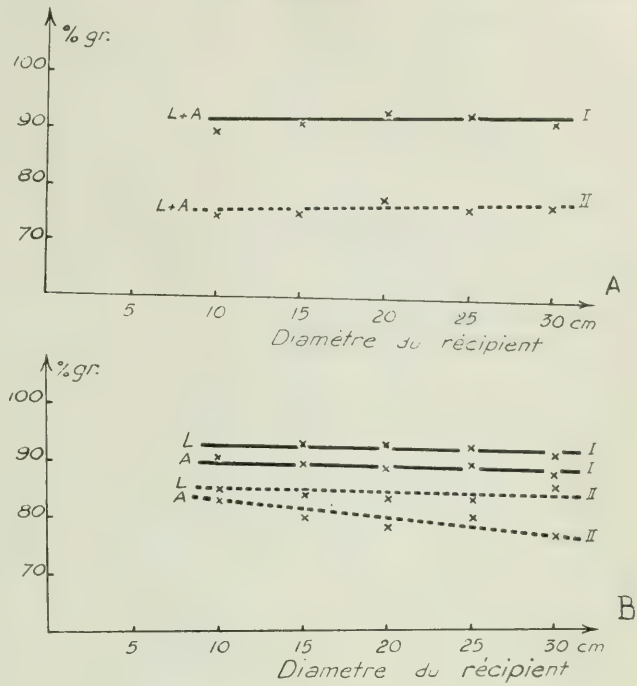


Fig. 17. — Variation du grégarisme maximum en fonction de la taille du récipient d'élevage, avec ou sans abris. — A, *Periplaneta orientalis* (larves + adultes) ; B, *Blattella germanica* (L = larves ; A = adultes) : I, sans abris ; II avec abris.

Nombre total de Blattes.	*Nombre maximum.*	*Fréquence.*	*Nombre total de Blattes.*	*Nombre maximum.*	*Fréquence.*
	5	7		13	4
	4	30		12	12
5	3	12	20 ..	11	20
	2	1		9	10
				5	4
	7	5		15	10
	6	29		13	17
8	5	12	27..	11	15
	3	4		9	6
				7	2
	8	8		16	7
	7	22		14	16
12	5	15	35 ..	11	12
	4	5		10	8
				8	7

Avec des larves du 1er stade, on a les pourcentages suivants :

Nombre total.	*P. 100.*	*Nombre total.*	*P. 100.*
5	100	18	98
8	100	20	98
10	100	22	95
13	100	25	85
15	100	28	80
		30	65

On peut aussi calculer le pourcentage du groupement le second en importance ; on a les résultats :

Nombre total.	*P. 100.*	*Nombre total.*	*P. 100.*
5	10	27	25
8	18	29	33
12	20	35	34

On peut alors tracer les polygones de fréquence (fig. 18). Pour les nombres faibles, ils sont monomodaux et à maxima très marqués ; quand le nombre croit, les maxima s'étalent et peuvent se dédoubler, c'est ce que l'on observe chez *Periplaneta orientalis.*

Periplaneta orientalis :

Nombre total.	*Nombre maximum.*	*Fréquence.*
4	4	6
	3	30
	2	12
	1	2
5	5	4
	4	25
	3	15
	2	6
16	12	9
	10	12
	9	15
	7	11
	5	3
22	20	2
	17	7
	15	14
	14	6
	12	10
	10	3
	8	7

Nombre total.	*Nombre maximum.*	*Fréquence.*
10	8	9
	7	25
	5	10
	3	5
	2	1
34	25	5
	24	10
	23	6
	21	9
	20	3
	15	7
	14	6
	10	4
40	25	6
	23	9
	22	2
	20	8
	19	3
	17	2
	16	6
	12	5
	10	6
	9	1

Les expériences avec les nombres au delà de 30 n'ont plus grand sens les groupements très nombreux étant instables (fig. 18).

Les figures 19 (A et B) représentent les variations du grégarisme maxi-

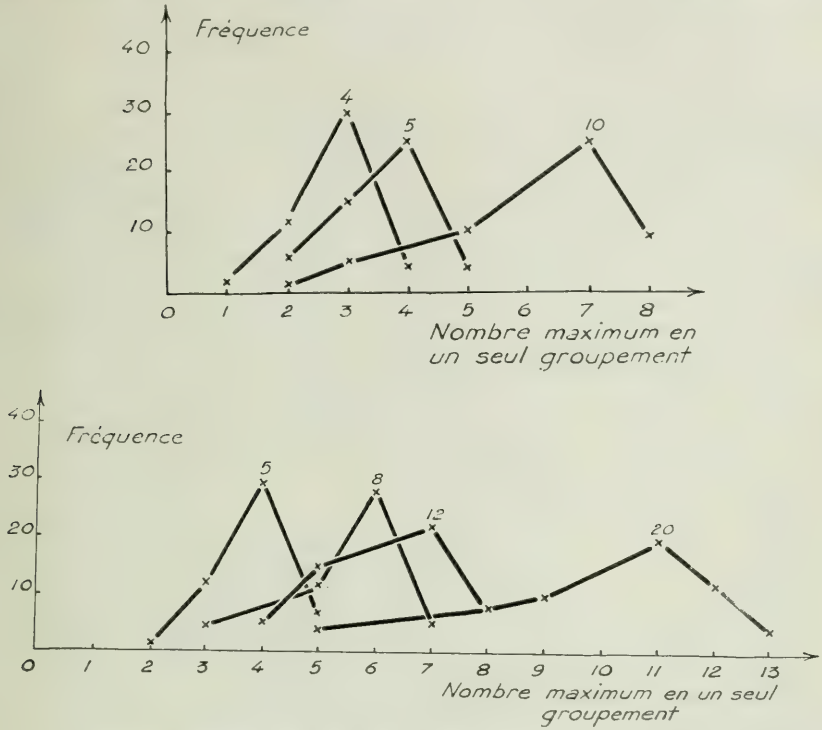


Fig. 18. — Polygones de fréquence des groupements pour de petits nombres d'individus. — En bas : *Periplaneta orientalis* (larves et adultes) ; en haut : *Blattella germanica* (larves des 5e et 6e stades et adultes).

mum. On voit qu'elles vont en décroissant, ce qui montre bien que les grands groupements sont instables. D'ailleurs, on n'a cité qu'exceptionnellement dans la littérature des groupements très nombreux de Blattes (1), contrairement à ce que l'on observe chez les Acridiens migrateurs.

Grégarisme entre larves et adultes. — Bien souvent, au milieu d'un ensemble d'adultes de *Blattella*, il y a éclosion d'une oothèque fraîchement pondue.

Quels rapports entretiennent les jeunes larves avec leurs aînées et les adultes ?

1° S'il y a des abris, les jeunes sont groupés dans les mêmes abris que les adultes, mais il est très difficile de voir exactement les relations entre eux, le fait de bouger l'abri provoquant le départ précipité des adultes.

2° S'il n'y a pas d'abris, on peut constater que les jeunes sont réunis en

(1) Hummel, cité par Brehm, *Les Insectes*, t. I.

groupe serré et que, autour et quelquefois au-dessus d'eux, en groupement plus lâche, se trouvent les adultes et les larves âgées.

On peut interpréter ce fait de la façon suivante :

Il y a interattraction entre toutes les Blattes de la même espèce, mais

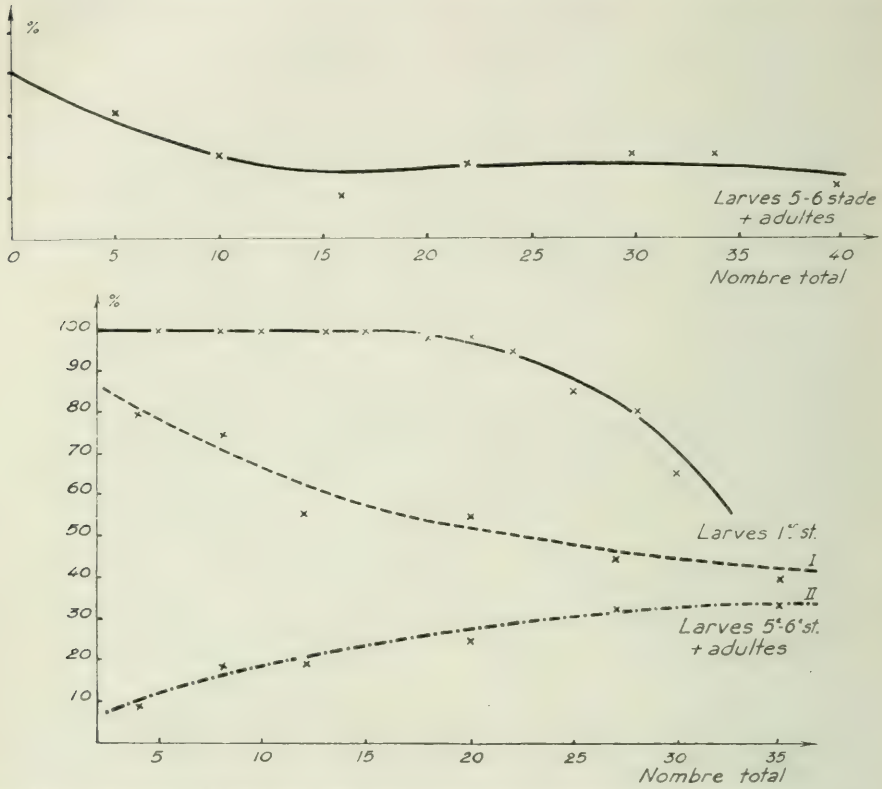


Fig. 19. — Variation du grégarisme maximum en fonction du nombre total d'individus. — En haut : *Periplaneta orientalis* ; en bas : *Blattella germanica* ; I, groupement le plus important ; II, groupement le second en importance.

le thigmotropisme positif de ces animaux ne peut être satisfait qu'entre individus de taille sensiblement égale.

Dès que les larves ont atteint une taille suffisante (4e stade), on les rencontre indifféremment dans tous les groupements d'adultes.

Grégarisme interspécifique. — En mélangeant *Periplaneta* et *Blattella*, on n'observe pas de réunions mixtes.

1° *Larves de Blattella* 1er stade et *larves de Periplaneta* 4e stade : pas de groupement, la différence de taille suffit à l'expliquer ;

2° *Larves de Blattella* 5e-6e stades et *de Periplaneta* 4e-5e stades : la taille est sensiblement la même ; on trouve quelquefois des *Blattella* au milieu des *Periplaneta*, mais d'une façon générale les groupements sont distincts :

3° *Adultes de Blattella* et *adultes et larves* 6e stade *de Periplaneta* ; groupements toujours distincts.

d. Facteurs déterminant l'interattraction.

Observations. — Trois observations fortuites montrent chez *Blattella* le besoin pour cet animal de se trouver avec ses semblables, ou dans des lieux habités par eux.

1° Il arrive que, lors de la désinfection des flacons d'élevage, certains individus s'échappent, que l'on ne parvient pas à retrouver de suite. On a pu découvrir, par hasard, un véritable lieu de réunion de ces animaux échappés.

Quelques-uns y étaient présents, mais l'on pouvait juger par le nombre des excréments du nombre de *Blattella* de tous stades qui avaient pu y séjourner. J'ai récolté tous ces excréments pour des expériences ultérieures.

2° Ayant laissé dans une étuve à 25° un tube de verre qui avait contenu des *Blattella*, je retrouvai un matin, réfugiées dans ce tube, deux Blattes qui s'étaient enfuies quelques jours auparavant.

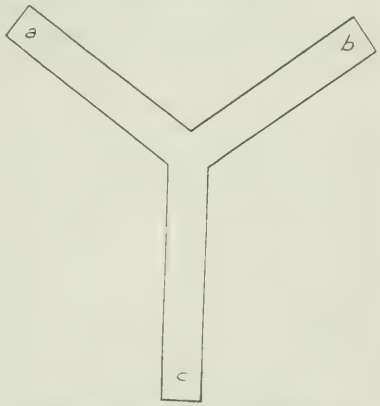


Fig. 20. — Tube en Y servant aux épreuves de choix.

3° Une femelle porteuse d'oothèque, également fugitive, est venue pondre à l'extrémité d'un tube contenant des larves de *Blattella* et dont le coton obturateur était un peu enfoncé à l'intérieur.

α. Nature de l'attraction.

Examen des différents sens.

Vue. — Elle ne semble pas jouer de rôle.

1° Les groupements se font aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité complète ;

2° En vernissant les yeux en noir, on ne perturbe pas sensiblement la formation des groupes.

Ces résultats sont valables pour *Blattella* comme pour *Periplaneta*.

Autre sens. — Pour différencier les autres sens, j'ai eu recours à l'appareil suivant :

Dispositif expérimental : tube en Y (fig. 20). — C'est un tube en verre en forme d'un grand Y symétrique. En *a*, on place les animaux ou la sub-

stance attractive. En *b*, on ne met rien du tout ou la substance dont on veut comparer le pouvoir attractif. Enfin, en *c*, on place l'animal à étudier.

A l'aide d'une trompe à vide, on fait un très léger courant d'air pour amener l'odeur ou la vibration de *a* ou *b* en *c*.

On opère à une température de 25°, en lumière diffuse, en prenant soin :

1° Que les deux branches du tube en Y soient dans le même plan horizontal, car les Blattes présentent un géotropisme négatif très net qui les inciterait à aller dans le tube le plus redressé ;

2° Que les deux branches du tube en Y ne présentent aucune différence d'éclairement, en raison du phototropisme négatif également très fort, ou de température : thermotropisme positif, pour des températures inférieures à 32°. *Periplaneta* est surtout sensible aux différences d'éclairement.

Expériences faites avec *Periplaneta orientalis*.

1° — Expérience témoin :

Rien en *a* ni en *b*. 1 Blatte en *c*.
Sur 10 essais :
3 Blattes vont en *a*.
4 — — *b*.
3 — restent en *c*.

Si l'on fait deux fois l'expérience avec le même animal, les résultats sont, en général, différents. On peut donc conclure à l'absence de dissymétrie entre les branches du tube.

2° — 4 larves en *a*, rien en *b* (10 essais) :

1° — 1 larve en *c* : 7 trajets directs en *a*.
3 tentatives en *b* bientôt arrêtées.
L'animal rebrousse chemin pour aller en *a* et y demeurer.

2° — 1 mâle adulte en *c* : 6 trajets directs en *a*.
2 tentatives en *b* avortées.
1 aller direct en *b*.
1 réfractaire.

3° — 1 femelle en *c* : 8 trajets directs en *a*.
2 allers directs en *b*.

3° — 5 mâles en *a*, rien en *b* :

Mâles en *c*, 70 p. 100 aller en *a* ; femelles en *c*, 80 p. 100 aller en *a*.

Si on diminue le nombre des individus en *a*, les résultats sont globalement les mêmes, mais ils sont plus longs à se manifester. L'attraction sexuelle semble jouer ici un rôle non négligeable.

4° — Comparaison des pouvoirs attractifs des mâles et des femelles sur des animaux adultes :

1 mâle en *a* : rien en *b*.	1 femelle en *c* : elle va en *a*.
1 — : 1 femelle en *b*.	1 — — —
Rien en *a* : 1 —	1 mâle en *c* : il va en *b*.
1 mâle en *a* : 1 —	1 — : il va en *a*.
3 mâles en *a* : 1 —	1

Les expériences poussent à croire que le grégarisme sexuel n'est pas ici prédominant ou, tout au moins, que l'odeur émise par les mâles est plus forte que celle émise par les femelles.

Mais je n'ai pu faire l'expérience que sur des femelles porteuses d'oothèques, ce qui a pu perturber les résultats.

5° — Si l'on place en *a* des Blattes fraîchement tuées, sans qu'il y ait eu écrasement, les résultats sont identiques.

Cette expérience élimine l'hypothèse d'après laquelle l'interattraction pourrait avoir une origine auditive.

6° — Si l'on écrase des Blattes et qu'on les place en *a* par exemple : l'attraction se manifeste de la même façon avec, peut-être, plus de rapidité.

7° — Si l'on place en *a* des *Blattella* vivantes ou broyées, il n'y a pas d'attraction bien nette. De plus, les *Periplaneta* qui s'engagent dans la branche *a* en général n'y demeurent pas.

8° — Si l'on place en *a* un tube ayant contenu récemment des *Periplaneta* ou contenant leurs excréments, la proportion des trajets directs est moins grande (65 p. 100), mais les individus, qui y vont et y demeurent après avoir erré dans les deux branches du tube, sont plus nombreux (90 p. 100).

Donc, la vue ni l'ouïe ne jouent un rôle appréciable ; seule l'odeur sert pour attirer les Blattes, odeur des animaux vivants, morts ou de leurs excréments, mais odeur spécifique.

Expériences réalisées avec *Blattella germanica*.

Les *Blattella* sont beaucoup moins sensibles que les *Periplaneta* et constituent, à ce point de vue, un matériel moins intéressant.

1° — Avec des larves des 1er et 2e stades, dont le grégarisme total est de 100 p. 100, il est remarquable de noter que 20 p. 100 d'entre elles seulement se rendent dans la branche du tube où sont leurs congénères. Il faut sans doute attribuer cet insuccès au manque d'activité de ces jeunes larves.

2° — Avec les larves plus âgées et les adultes, les résultats sont à peu près les mêmes qu'avec *Periplaneta*.

Cependant les hésitations sont plus fréquentes.

Par contre l'influence attractive des mâles semble plus marquée.

1 mâle en *a* ; 1 femelle en *b* ; 1 larve en *c* : elle va en *a*.
1 mâle en *a* ; 2 femelles en *b* ; 1 larve en *c* : elle va en *a*.
1 mâle en *a* ; 3 femelles en *b* ; 1 larve en *c* : il y a hésitation et, dans 40 p. 100 des cas, elle va en *a*.

Donc, au point de vue attractif, les mâles jouent un rôle plus important

que les femelles, peut-être à cause de la présence des glandes dorsales qui apparaissent lors de la mue imaginale et qui ont un rôle dans la conjonction des sexes.

3. Les organes sensoriels, agents de l'interattraction.

Pour mettre en évidence le rôle des organes sensoriels, on recommence les expériences dans le tube en *y*, mais en exécutant au préalable des vernissages ou des ablations.

Chez *Blattella* et chez *Periplaneta*, le vernissage en noir des ommatidies ne provoque pas de modifications sensibles dans le comportement grégaire des Blattes.

Expériences sur *Periplaneta orientalis*.

Ablation des cerques. — Dans le tube en *y* circule un léger courant d'air. Les Blattes y sont très sensibles. Si on augmente l'aspiration d'air, l'animal redresse ses cerques verticalement et se tapit sur le sol. Quand on coupe les cerques, on constate une réaction beaucoup moins vive au changement de vitesse du courant d'air et également une indétermination, une longue hésitation, avant de s'engager dans telle ou telle branche du tube.

Cependant, si les antennes sont intactes, l'attraction se manifeste dans les mêmes proportions qu'avant l'ablation des cerques.

Ablation des antennes. — Quand on coupe la moitié supérieure des antennes, on ne constate pas de modification dans le choix de la branche du tube, et la proportion demeure constante.

Cependant l'animal pratique des nettoyages plus fréquents des demi-antennes restantes à l'aide des pattes antérieures et des palpes maxillaires.

Quand on enlève une antenne sur deux, l'antenne restante supplée à celle manquante par un mouvement de va-et-vient de gauche à droite. En tout cas, il n'y a pas de préférence pour la branche du tube en *y* située du côté de l'antenne demeurée.

Les résultats sont encore les mêmes.

L'ablation totale des deux antennes provoque d'abord un trouble très net dans la vie de l'animal. Bien que ses cerques demeurent, la Blatte semble devenue insensible aux changements de vitesse du courant d'air.

Certains individus, surmontant leur apathie, s'engagent dans le tube, mais ne manifestent aucune prédilection pour la branche où se trouvent les Blattes d'attraction.

Vernissage des antennes. — Le vernissage des antennes ne provoque qu'un trouble très passager. Les animaux ainsi traités, après avoir essayé de retirer la couche de vernis, s'engagent dans le tube et se répartissent

indifféremment entre les deux branches; cependant il y a une légère préférence pour la branche avec substance attractive. Le vernissage ne produit donc pas les mêmes effets que l'amputation des antennes. Il se peut d'ailleurs qu'il soit imparfait et que les Blattes, par leurs nettoyages fréquents, parviennent à libérer des portions d'antennes de leur gaine protectrice.

Donc, on peut penser que la réception des odeurs déterminant un chimiotropisme positif se fait par les antennes chez les *Periplaneta*.

Chez *Blattella*, l'ablation totale des antennes entraîne, suivant les individus, ou bien une inaction totale, ou bien une activité désordonnée, ne permettant pas de formuler une conclusion tant soit peu précise.

CONCLUSIONS

Les quelques expériences précédentes ont montré que :

1° Il existe une interattraction chez les Blattides *Periplaneta orientalis* et *Blattella germanica*.

2° Le grégarisme varie avec certains facteurs externes ou internes ; ce qui permet de penser qu'il est le résultat d'un certain nombre de tropismes :

— chimiotropisme positif pour des substances odoriférantes émises par les Blattes elles-mêmes ;

— hygrotropisme positif ;

— thigmotropisme.

3° Cette interattraction est surtout d'ordre olfactif et se fait à assez courte distance.

4° Le siège de cette olfaction réside dans les antennes.

Ces résultats sont basés sur un nombre d'expériences assez peu élevé (en général 4 ou 5 séries de 20 ou 30 expériences) et sur un nombre de Blattes assez réduit (au plus 40). Des expériences plus nombreuses pourront, par la suite, lever les imprécisions.

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés.
Faculté des Sciences de Paris.

AUTEURS CITÉS

1938. — Allee (W. C.), Social life of animals (Norton and C°, édit., New-York).

1932. — Bowen (E.), Further studies of the aggregating behaviour of *Ameiurus melas* (*Biol. Bull.*, vol. LXIII, p. 258).

1930. — Bouvier (E.-L.), Le communisme chez les Insectes (Flammarion, édit., Paris).

1938. — Chopard (L.), Biologie des Orthoptères (Lechevalier, édit., Paris).

1906. — Fabre (J.-H.), Souvenirs entomologiques (1re série, XIV) : — Les émigrants d'*Ammophila hirsuta* (6e édition, Delagrave, Paris).

1932. — Grassé (P.-P.), Les migrations d'Odonates (*Vol. cent. Société entomologique France*, p. 657).

1932. — Grassé (P.-P.), Sur un double rassemblement de *Torymus* (*Callimome*) *auratus* Fonsc. (*Bull. Société entomologique France*, vol. XLI, p. 262).

1942. — Grassé (P.-P.), Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation (*Bull. Soc. entom. France*, vol. XLVIII, p. 142).

1933. — Gunn (D. L.), The temperature and humidity relations of the cock-roach (*Blatta orientalis*) (*British Journal of exp. Biol.*, vol. X, p. 274).

1936. — Gunn (D. L.) et Kennedy (J. S.), Apparatus for investigating the reactions of land Arthropods to humidity (*Ibid.*, vol. XIII, p. 450).

1931. — Noll (J.), Untersuchungen über die Zeugung und Staatbildung des *Halictus malachurus* Kirby (*Zeitschr. f. Morph. Œkol. Tiere*, Bd. XXIII, p. 285).

1889. — Pérez (J.), Les Abeilles (Hachette, édit., Paris).

1933. — Picard (F.), Les phénomènes sociaux chez les animaux (A. Colin, édit., Paris).

1941. — Piéron (H.), Psychologie zoologique (*Nouveau Traité de psychologie*, t. VIII, p. 189, Presses universitaires de France).

1927. — Rabaud (Et.), Les rassemblements des mâles d'Halictes et le phénomène social chez les Insectes (*Bull. biol. France-Belgique*, t. LXI, p. 163).

1929. — Rabaud (Et.), Phénomène social et sociétés animales (*Ibid.*, t. LXIII, p. 377).

1935. — Vergne (M.), Contribution à l'éthologie et au développement post-embryonnaire de quelques Hyménoptères prédateurs (Sphégiens), en particulier de *Philanthus triangulum* (*Thèse Fac. Sc. Paris*).

1920. — Wille, Biologie und Bekampfung der deutschen Schabe (*Monog. z. angew. Ento.*, n° 5, 140 p.).

QUELQUES OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES DANS LE MASSIF DE LA GRANDE-CHARTREUSE

Par A. Kh. IABLOKOFF

Lors du séjour que nous avons effectué à Saint-Pierre-de-Chartreuse et qui a porté sur une période de trois semaines, s'étendant du 1er au 20 juillet 1945, nous avons pu faire une série d'observations sur l'importance de divers facteurs écologiques : luminosité, humidité atmosphérique et température, sur le comportement de divers Xylophages, principalement des *Cerambycidæ*.

L'année 1945 était la troisième année sèche que connaissait la Grande-Chartreuse. Depuis 1943, les condensations atmosphériques allaient en diminuant, et l'année 1945 était particulièrement intéressante par sa sécheresse exceptionnelle : l'ensoleillement très intense avait permis la maturation de légumes et de fruits qui n'arrivaient jamais à maturité dans les années normales ; la neige avait fondu dès février, et les pluies avaient été rares, de sorte que les foins furent coupés avec un mois d'avance. Il était certain que les perturbations météorologiques du climat régional ne pouvaient pas ne pas avoir de profondes répercussions sur le comportement de la faune entomologique.

Ce qui frappait à première vue, même le profane, c'était l'abondance inaccoutumée d'Orthoptères de toute taille, mais c'est surtout les petites Sauterelles qui pullulaient littéralement, et cela dans une région où ces Insectes sont relativement rares. Le massif de la Grande-Chartreuse est une des régions les plus humides de France, avec ses 5 mètres de précipitations atmosphériques annuelles, ce qui ne favorise guère l'éclosion de ces Insectes.

Par contre, la faune des Élatérides terricoles, tels que *Selatosomus*, *Ctenicera*, *Denticollis*, était presque totalement absente, les quelques rares exemplaires rencontrés, principalement des ♀, ne le furent qu'au début du séjour et souvent assez haut (1 200 mètres) ; ceci prouve qu'on assistait à la dernière phase de leur apparition, le gros de l'éclosion, qui normalement s'effectue en juillet (toutes ces espèces sont, d'habitude, très abon-

dantes aux environs du 15 juillet), ayant dû avoir lieu vers la mi-juin, et peut-être même plus tôt.

De même, certains Longicornes, apparaissant en juillet et communs dans la région, ne furent pas trouvés ou ne le furent qu'en un très petit nombre d'exemplaires. C'est le cas, par exemple, de l'*Oxymirus cursor* L., dont on ne récolta que quelques ♀ dans la scierie de la route de Saint-Pierre-de-Chartreuse à Perquelin, et cela uniquement au début du séjour. Un seul ♂ fut trouvé le 14 juillet à 1.250 mètres d'altitude, non loin des sources du Guiers mort.

De même, le *Callidium violaceum* L., très commun les autres années vers la mi-juillet dans les scieries, resta introuvable. Pierre en recueillit juste un exemplaire le 8 juillet près de Perquelin (vallon, comme nous le verrons plus loin, particulièrement humide), dans un dépôt, en plein air, de troncs d'Épicéa provenant de coupes voisines.

En ce qui concerne la masse générale des Insectes ordinaires, si, au début, leur nombre était encore assez élevé, il alla rapidement en diminuant et, lorsque, le 4 juillet, nos recherches nous amenèrent au col de la Charmette (altitude : 1 275 mètres), nous fûmes surpris par la pauvreté de la faune. Cette région, célèbre d'habitude pour la richesse de sa faune floricole, présente, les autres années, un tapis de grandes Ombellifères, principalement des *Heracleum spondylium* L., qui atteignent facilement une hauteur de $1^{m},50$, formant d'immenses ombelles couvertes de Coléoptères floricoles. Lorsque nous arrivâmes, nous ne vîmes que quelques rares *Heracleum* rabougris atteignant difficilement 50 centimètres de haut, et sur les ombelles desquels il n'y avait que de rares Diptères et Hyménoptères, — pas un seul Coléoptère floricole.

Si nous examinons maintenant séparément chacun des facteurs considérés, à l'heure actuelle, comme primordiaux dans une étude climatique, c'est-à-dire la pression barométrique, l'humidité relative et la température, nous remarquerons de suite certaines anomalies.

En ce qui concerne la pression atmosphérique (1), elle s'est maintenue à peu près stable pendant tout le séjour, oscillant entre 754 et 760 millimètres de mercure. Cette pression a légèrement baissé ($753^{mm},5$) vers le 9 juillet, précédant une journée de pluie, pour remonter ensuite et retomber à $752^{mm},5$ le 19 juillet, veille de notre départ.

Quant aux précipitations atmosphériques, elles furent insignifiantes : il plut le matin du 1er juillet et la journée du 10, ainsi que la nuit du 2 au 3. Les rosées furent sensibles les trois ou quatre premiers jours, puis elles disparurent, de sorte que l'humidité relative atmosphérique, qui atteignait encore 80 p. 100 (2) le 1er juillet à 16 heures solaires (notre abréviation *h. s.*)

(1) Contrairement aux conventions météorologiques, qui au delà de 800 mètres d'altitude donnent les pressions réelles, nous avons ramené les pressions barométriques au niveau de la mer, afin de permettre d'en apprécier les variations. En effet, comme nous ne possédions pas d'appareils enregistreurs, toutes les pressions ont été relevées en lectures instantanées à des altitudes différentes, variant entre 574 mètres et 1 650 mètres, donc non comparables sans réductions préalables.

(2) L'humidité relative et la température ont été relevées au psychromètre-fronde, la température au soleil étant donnée par un thermomètre fixe au niveau du sol.

dans le vallon de Perquelin, et 88,5 p. 100 le 2 juillet dans le vallon de la Grande-Chartreuse à 13 *h. s.*, tomba rapidement, et ses oscillations furent comprises entre 42 p. 100 et 72 p. 100 le 4 juillet (72 p. 100 à 20 1/2 *h. s.*, tandis que, en temps normal, dès 18 *h. s.*, et même avant, elle est de 100 p. 100). Le 6 juillet, à 10 *h. s.*, elle n'était plus que de 39 p. 100 et de 28 p. 100 à 14 1/2 *h. s.* ; et la baisse continua jusqu'au 10 juillet, qui fut une journée de pluie, ce qui permit à l'humidité relative atmosphérique (notre abréviation *H*) de remonter à 91,5 p. 100 à 14 *h. s.* sur la route du Désert. Mais, dès le lendemain, la baisse recommença à s'accentuer pour arriver à un *H* de 27 p. 100 le 15 juillet à 14 *h. s.*

Il faut noter, en plus, que le niveau des torrents était très bas ; beaucoup de ceux-ci étaient même complètement à sec, et les névés avaient presque disparu dans des régions où la neige se maintient d'habitude toute l'année. Les prairies alpines avaient, pour leur part, beaucoup souffert de la sécheresse et offraient pour la mi-juillet un aspect désolé, qu'elles ne présentaient pas, dans les années normales, même au 15 août.

Pour le troisième facteur climatique important, la température (notre abréviation *t*), nous noterons qu'à notre arrivée elle oscillait autour de 18° C. à la canicule (32° C. au soleil), à 940 mètres d'altitude, et à 1 650 mètres elle n'était plus que de 10° à 15 *h. s.* Puis elle monta jusqu'à 25°,2 C. pour le 5 juillet (28° C. au soleil), à une altitude de 980 mètres, et s'y maintint pendant quelques jours. Le 9 juillet, elle atteignait 29° C. (36° C. au soleil), à 574 mètres d'altitude, à 15 1/2 *h. s.*, et parvenait enfin à 43° C. au soleil, le 19 juillet, à 13 *h. s.*, la température à l'ombre restant stationnaire aux environs de 28° C. ; mais, à 15 *h. s.* du même jour, cette dernière montait jusqu'à 30°,2 C., la température au soleil étant de 47° C.

Toutes ces températures, élevées pour la région, coïncidaient, comme on pourrait s'en douter, avec une absence presque complète de nuages et une insolation accrue. Malheureusement, en l'absence d'un luxmètre, nous ne pûmes la chiffrer : la maturation exceptionnelle de nombreux fruits et légumes ainsi que la grande luminosité apparente des journées furent les seuls repères en notre possession.

Comme toutes les mesures dont nous venons de parler ont été faites à l'aide d'appareils à lecture instantanée, nous ne pouvons décemment tracer de courbes, qui sous-entendraient l'utilisation d'appareils enregistreurs à poste fixe. Toutefois, les indications recueillies permettent de se faire une idée générale de la variation des facteurs écologiques dans le courant de cet été exceptionnel pour la région. Nous allons donc illustrer ce qui précède par deux exemples.

Le 4 juillet, à 14 *h. s.*, au col de la Cochette (altitude : 1 190 mètres), dans le massif du Charmanson, à un quart d'heure d'intervalle, le versant est, rentré déjà dans l'ombre, possédait un *H* de 64 p. 100 pour un *t* de 17°,8 C., tandis que le versant ouest, bien ensoleillé, pour un *t* de 18°,8 C. ne possédait plus qu'un *H* de 44 p. 100, ce qui prouve la forte variation, même par grande sécheresse, des microclimats d'un versant à l'autre d'une crête, et peut-être les microclimats ont-ils joué un rôle bien plus important

dans ces dernières années exceptionnelles qu'en temps normal. C'est surtout les microclimats humides qui servirent de refuge à de nombreuses espèces hygrophiles, qui normalement se rencontraient dans tout le massif indistinctement.

Le deuxième exemple se rapporte à la température. Le 12 juillet, au pont Saint-Bruno, sur la route du Désert (altitude : 574 mètres), par vent sud-est faible, nous avons enregistré respectivement au soleil et à l'ombre en degrés centigrades :

		H.
13 1/2 *h. s.*	36° et 23°,8	45 p. 100
15 —	35° et 24°	47 —
16	31° et 24°,8	50 —

C'est-à-dire que nous avons constaté une baisse régulière de la température au soleil et un accroissement de celle à l'ombre. Nous avons vérifié ce phénomène, d'ailleurs classique, en de nombreux endroits, en particulier dans le vallon de Perquelin, et nous avons pu admettre que le *t* à l'ombre atteignait son maximum à 16 *h. s.*

Nous ne nous attarderons pas sur les mesures que nous avons effectuées de l'intensité et de la direction des vents, cette dernière étant très variable et surtout régie par la canalisation des vents par les nombreuses vallées en présence, en particulier par celle du Guiers mort. Remarquons simplement que le même vent peut tourner de 180° d'une vallée à une vallée voisine et que son intensité, le long d'une même vallée, reste très instable.

De l'examen des facteurs climatiques que nous venons de passer en revue, nous pouvons tirer la conclusion, que, suivant l'importance de tel ou tel facteur sur l'écologie d'une espèce, le comportement de cette dernière sera, ou non, modifié par les conditions météorologiques exceptionnelles de l'année 1945. Ainsi la *Pachyta 4-maculata* L. et le *Gaurotes virginea* L., très communs dans la région, ne semblent pas être très sensibles aux variations climatiques. D'ailleurs, ces deux espèces possèdent une vaste répartition et savent s'adapter à des conditions climatiques très différentes suivant les régions géographiques où elles habitent. Comme nous l'avons fait remarquer ailleurs (1), des Insectes ne peuvent s'adapter à de nouvelles conditions écologiques que si cette adaptation est contenue à l'état potentiel dans l'espèce. Les dates d'éclosion avancées ou retardées, le pourcentage des adultes venant à maturité, etc..., ne sont que des actualisations des capacités d'adaptation potentielles propres à chaque espèce. Et, si les deux *Cerambycidæ* que nous citons plus haut n'ont pas semblé être gênés par une sécheresse exceptionnelle quant à leurs mœurs, c'est parce que leur degré d'adaptation est assez étendu. Ce sont des Insectes essentiellement diurnes (malgré que nous ayons rencontré un *Gaurotes* courant sur un tronc

(1) A. Kh. Iablokoff, Écologie de quelques Élatérides du massif de Fontainebleau (*Mémoires du Muséum de Paris*, nouvelle série, t. XVIII, 1943).

d'Épicéa abattu, par nuit fraîche) et héliophiles, à larves se développant dans le bois de Conifères morts récemment, donc suffisamment humide pour soustraire le cycle évolutif larvaire aux variations météorologiques. Mais, à côté de ces espèces indifférentes, il en existe d'autres, pour lesquelles les facteurs climatiques interviennent, à des degrés divers, sur leur écologie. Nous allons en examiner quelques-unes.

Ainsi la *Leptura virens* L. semble être très sensible à l'humidité atmosphérique. Elle était relativement abondante, le 1er juillet, dans le vallon de Perquelin, où nous l'avons rencontrée, s'accouplant sur les fleurs d'*Heracleum spondylium* L. Il était 16 *h. s.* et le *H* était de 80 p. 100. Remarquons qu'à environ 1 kilomètre de là, en descendant le cours du Guiers mort, le *H* était bien plus faible : 61 p. 100 à 13 1/2 *h. s.* et 54 p. 100 à 17 *h. s.* Comme à 16 *h. s.* nous avons normalement le maximum du *t* atmosphérique, le *H* devait être loin de son maximum, de sorte que nous devons admettre que le vallon de Perquelin possède un microclimat particulièrement humide, dû probablement au fait qu'il est constitué par un cirque, dont les parois atteignent environ 400 mètres, et contre lesquelles les vents, remontant la vallée, viennent se briser. Cette région est donc tout indiquée pour la recherche des espèces hygrophiles.

D'autres *Leptura virens* L. furent récoltées les jours suivants : le 3 juillet, une ♀, en train de pondre sur une planche fraîchement sciée d'Épicéa, dans la scierie de Saint-Pierre-de-Chartreuse (celle située près du pont sur le Guiers mort, sur la route de Perquelin). Il était 9 *h. s.* et le *H* était de 75 p. 100. Un autre exemplaire, une ♀ également, fut trouvé le 8 juillet, à 8 *h. s.*, sur une fleur d'Ombellifère, sur la route de Perquelin. Là, également, le *H* était élevé : 80,5 p. 100. Pas un exemplaire ne fut observé les jours où le *H* était faible. Il semble donc que ce Longicorne recherche une forte humidité atmosphérique, la température, par contre, ne paraissant guère le gêner, cette dernière étant même parfois relativement assez basse, lorsque la *Leptura virens* sort. Ainsi, le *t* était de 15°,8 C. les 1er et 8 juillet, et de 11°,8 C. le 3 juillet, au moment où cet Insecte fut observé. L'ensoleillement, lui non plus, ne semble pas influencer cette Lepture. Dans le vallon de Perquelin, à 16 *h. s.*, le temps était très beau, tandis que Villiers l'a rencontré en nombre dans la région de Samoëns (Haute-Savoie), par pluie battante.

Il en va tout autrement de la *Saperda similis* Laich., qui ne semble guère se soucier de l'humidité relative, mais qui, par contre, est fortement héliophile, son comportement dépendant sensiblement de la luminosité solaire. Dans le vallon de Perquelin, en face de la dernière ferme, se trouvent plusieurs *Salix capræa* L., dont certains de grande taille. Dès 11 *h. s.*, les *Saperda similis* volent en compagnie de *Saperda scalaris* L. au sommet de ces arbres, c'est-à-dire au moins à 5 mètres du sol. Dans la période du 7 au 14 juillet, l'humidité relative atmosphérique, pendant la canicule, a oscillé aux environs de 40-45 p. 100, sécheresse qui, si elle avait fait disparaître les *Leptura virens*, ne semblait guère gêner les *Saperda similis*, et, tant que le soleil restait haut dans le ciel, elles continuaient à voler au sommet des

Salix capræa. Mais, à partir de 16 *h. s.*, lorsque le soleil commençait à décliner sur l'horizon, le vol des *Saperda* commençait à devenir plus lourd, le « plafond » baissait. Lorsque le soleil atteignait les crêtes rocheuses de l'ouest, c'est-à-dire vers 17 *h. s.*, les *Saperda* volaient déjà très bas, venant se poser sur les feuilles et les branches basses encore éclairées, et elles y demeuraient jusqu'au lendemain matin, jusqu'au moment où le soleil, étant monté assez haut, éclairait à nouveau ces parties des arbres (exposées à l'ouest). En ce qui concerne la température, qui fut d'environ 22° au moment le plus chaud de la journée, elle ne paraissait pas non plus exercer une action décisive sur le comportement de ces Insectes. Enfin, dernière remarque, l'époque à laquelle nous avons pu observer les *Saperda similis* devait correspondre à la fin de l'éclosion : les mâles étaient pour la plupart frottés et les femelles avaient fait leur apparition.

Si la *Leptura virens* est hygrophile et la *Saperda similis* héliophile, la *Rosalia alpina* L., elle, semble être héliophile et thermophile, simultanément. Nous l'avons longuement observée sur la route du Désert, au pont Saint-Bruno, ainsi qu'à ses approches. Près de ce pont, existait un dépôt de troncs d'essences diverses, provenant des forêts situées aux ubacs de la gorge du Guiers mort, ainsi qu'une estacade de déchargement en Hêtre. Tout cet ensemble de troncs abattus attirait une foule d'Insectes : *Toxotus*, *Leptura*, *Cerambyx*, etc... Le 9 juillet, arrivés à 15 *h. s.*, Jarrige, Ruter et Pierre récoltèrent un certain nombre de *Rosalia*. Nous revînmes le 12, et nous restâmes au dépôt de bois de 13 *h. s.* à 16 *h. s.* Au début, il n'y avait pas une seule *Rosalia*, uniquement des Leptures banales, dont la *Leptura scutellata* F., ainsi que de nombreuses *Saperda 8-punctata* Scop., qui s'abattaient sans interruption sur de grosses bûches de Tilleul. Elles commençaient par ronger dans l'écorce un trou ovalaire, puis, faisant demi-tour, elles y introduisaient leur oviducte et déposaient leurs œufs. Elles ne faisaient aucune distinction entre les bûches bien ensoleillées et celles situées complètement à l'ombre et, lorsque, à 16 *h. s.*, nous partîmes, elles continuaient à s'abattre sur des bûches privées depuis longtemps de soleil, quoique en moins grand nombre. Deux jours plus tard, elles avaient complètement disparu.

Quant aux *Rosalia*, la première, une ♀, vint voler en plein soleil à 13 1/2 *h. s.* autour d'un tas de bûches de Hêtre (coupe de l'année) ; pendant une heure, nous n'en revîmes pas d'autres. Puis, soudain, elles arrivèrent de partout, s'abattant sur l'estacade, courant sur les troncs de Hêtre, les ♂ se livrant de furieux combats, remontant le long des pieux plantés en bordure de la route (une ♀ fut trouvée en train de pondre dans un tronc abattu de Frêne). Ce carrousel dura plus d'une heure, se déroulant en plein soleil, avec un maximum de participants, vers 15 *h. s.* (pour les températures, voir plus haut, 2e exemple). Puis, brusquement, à partir de 15 1/2 *h. s.*, elles disparurent. Le soleil baissait et les arbres des forêts des crêtes de la rive opposée commençaient à le masquer. Il n'éclairait plus les troncs des grands Hêtres que d'une façon intermittente, et l'estacade elle-même commençait à entrer dans l'ombre. Les Leptures continuaient

à courir sur les arbres morts ; comme nous l'avons vu plus haut, les *Saperda 8-punctata* continuaient à s'abattre sur les bûches de Tilleul ; quant aux *Rosalia*, les quelques ♀ qui étaient restées se glissaient sur la face inférieure des troncs de Hêtre (tout comme les *Monochamus*), à la recherche d'un endroit propice pour la ponte.

Le comportement de la *Phytœcia affinis* Haar ne semble pas non plus être influencé par l'humidité atmosphérique. C'est ainsi qu'on rencontre ce *Cerambycidæ* volant en nombre en pleine chaleur, au mois de juillet, à travers les prairies herbeuses des pentes ensoleillées, surtout autour des touffes de *Chærophyllum aureum* L., aux dépens duquel vit sa larve. Parfois cette Ombellifère forme des tapis continus, comme c'est le cas sur le versant sud-ouest du coteau, en bordure de la route de la Diat, à l'entrée de Saint-Pierre-de-Chartreuse. Et, si cette *Phytœcia* se pose parfois, en pleine canicule, sur une tige de *Chærophyllum*, elle n'y restera pas bien longtemps, car elle reprendra bientôt son vol. Lorsque le soir vient, les vols se font plus rares, les *Phytœcia* se posant en nombre sur les tiges des *Chærophyllum*, sur lesquelles elles demeureront jusqu'au coucher du soleil, heure à laquelle elles regagneront le sol. Parfois, au crépuscule, on en prendra encore en fauchant, en même temps que des mâles d'*Athous Dejeani* Lap., qui, lui, est franchement crépusculaire et hygrophile.

Parmi les autres espèces de Xylophages que nous avons pu observer, deux d'entre elles méritent une attention toute particulière. D'abord l'*Hoplosia fennica* Payx, — espèce nordique dont on ne connait de France que quelques exemplaires ; — ses mœurs sont inconnues ; elle a été toutefois signalée du Tilleul, et elle a également été trouvée sous des écorces déhiscentes de Conifères.

La deuxième espèce, c'est le *Tropideres dorsalis* Thonb., *Antribidæ*, très rare, connu en France que par quelques captures isolées. Non seulement ses mœurs, mais même son biotope étaient inconnus.

Nous avons constaté que ces deux espèces avaient un habitat commun : les branches récemment mortes de Tilleul. Et, si l'*Hoplosia* (deux captures) semble préférer sortir par temps couvert, elle peut se rencontrer également en fin de belles après-midi, lorsque le soleil commence à descendre derrière les crêtes et que l'humidité relative atmosphérique s'accroît. Le *Tropideres* semble moins difficile à ce sujet. Les sept captures faites sur un Tilleul déraciné en bordure de la route du Désert (altitude : 600 mètres), entre les 16 et 19 juillet, nous l'ont prouvé. Si certains des exemplaires ont été récoltés le 17 juillet, à 18 *h. s.* (t, 21°,7 ; H, 60,5 p. 100), après une longue attente, au moment où ils venaient voler autour des branches mourantes de l'arbre déraciné, d'autres, par contre, ont été observés en train de pondre sur le même arbre, le 16 juillet, à 15 *h. s.*, par temps couvert et orageux sur des branches d'environ 5 centimètres de diamètre, par un $t = 28°/21°,6$ et un $H = 55$ p. 100. Un ♂ fut récolté le 18 juillet à 15 1/2 *h. s.* ($t = 38°/29°,2$; $H = 34$ p. 100) en plein soleil. De nombreux *Pogonochærus dentatus* et *hispidulus* furent récoltés en même temps.

Comme on le voit, ces deux espèces, réputées rares, semblaient être en

pleine activité vers le 15 juillet, date probable de leur ponte, du moins en 1945, c'est-à-dire dans une période de grande sécheresse ; mais, en temps normal, il n'est pas impossible, d'après ce que nous avons vu plus haut, que ces espèces soient plus tardives et que la date de leur éclosion doive être rapportée à la fin du mois de juillet. Nous pensons d'ailleurs pouvoir, sous peu, observer ces Insectes en captivité, grâce à l'obligeance de M. Gobert, conservateur des Eaux et Forêts de l'Isère, qui a bien voulu donner des instructions pour faire rassembler toutes les branches du Tilleul déraciné et nous les envoyer au printemps 1946, de façon à permettre aux larves de passer l'hiver dans des conditions normales. Nous tenons à lui exprimer ici toute notre reconnaissance.

Il nous reste maintenant à parler d'un *Melandryidæ*, le *Serropalpus barbatus* Schall. Dès notre arrivée, Pierre en avait capturé un exemplaire sous un morceau d'écorce à terre, à côté d'un Épicéa récemment abattu, au bord du Guiers mort, près de Saint-Pierre-de-Chartreuse. Quelques jours après, notre frère en manqua un autre exemplaire sous une écorce déhiscente d'un tronc d'Épicéa à terre dans la scierie de la route de Saint-Pierre-de-Chartreuse, à Perquelin. Enfin Ruter et Pierre en récoltèrent un certain nombre sous des morceaux d'écorce à terre près d'un *Abies* abattu, à l'ombre, sur la route de Perquelin (altitude : 910 mètres), et installèrent des pièges constitués par des paquets d'écorce disposés sur le tronc même, et à terre, tout à côté. Tous ces renseignements nous incitèrent à poursuivre nos recherches afin de déterminer l'habitat naturel de ce *Melandryidæ*, toutes les observations recueillies se rapportant à des conditions artificielles.

Non loin de Saint-Pierre-de-Chartreuse, sur le bord du Guiers mort, s'étend une forêt de Conifères (*Picea* et *Abies*) disposée aux ubacs. Lieu frais et ombragé. Un Épicéa, brisé à hauteur d'homme, avant notre arrivée, et dont les aiguilles, quoique encore vertes, se détachaient au battage, retint notre attention. Couché à l'ombre, mort naturellement, cet arbre offrait toutes les garanties d'indépendance par rapport aux conditions artificielles des coupes normales. L'examen du tronc nous permit de découvrir immédiatement 8 *Serropalpus* cachés sous les écailles déhiscentes de l'écorce ; parfois il y en avait deux exemplaires côte à côte sous la même écaille, et seule leur tête apparaissait. Il était 15 *h. s.* (*t*, 23°/16°,8 ; *H*, 63 p. 100). Le lendemain, nous revînmes avec notre frère et en recueillîmes encore une douzaine d'exemplaires, en battant les branches déjà sèches et celles encore pourvues d'aiguilles ; ces dernières, d'ailleurs, tombaient à chaque coup par paquets sur le battoir. Le tronc, qui avait été soigneusement écorcé la veille, ne donna rien. Il était 8 *h. s.* (*t*, 14°,6 ; *H*, 73 p. 100). Ce jour-là, comme la veille, les *Serropalpus* étaient accompagnés de nombreux *Tetropium castaneum* L. Ce dernier Insecte semble être nocturne et crépusculaire : nous l'avons trouvé courant sur le tronc d'un Épicéa abattu pendant une chasse de nuit que nous fîmes le 4 juillet. Par contre, de jour, dans la scierie, nous l'avons invariablement rencontré sur la face arrière des planches debout fraîchement sciées.

En ce qui concerne le *Serropalpus*, nous ne pensons pas qu'il soit franchement nocturne, étant donné que, dans les années normales, les nuits sont très fraîches, et même froides, à l'époque d'apparition de ce *Melandryidæ*; tout au plus serait-il crépusculaire. Personnellement, nous ne l'avons rencontré hors de sa cachette qu'une seule fois, le matin du 13 juillet, à 9 1/2 *h. s.*, courant sur un tronc d'*Abies* abattu et écorcé, de nombreux autres exemplaires étant restés terrés sous les paquets d'écorce installés par Ruter et Pierre, ainsi que dans le houppier encore frais et vert. Cet Insecte semble peu sensible à l'humidité atmosphérique, puisque les exemplaires trouvés dehors s'accommodaient parfaitement d'un $H = 42$ p. 100, tandis que ceux récoltés sous des écorces déhiscentes l'ont été par un H de 52, 63 et même 72 p. 100. La température ne semble guère, non plus, jouer un grand rôle dans son écologie : le *Serropalpus* était dehors par une température de 23°,8 à l'ombre, et les exemplaires trouvés réfugiés dans leurs abris l'ont été pour des t variant de 16°,8 à 24°. Le facteur primordial semble être l'éclairage : en effet, tous les troncs à *Serropalpus* étaient à l'ombre, et souvent même ils n'étaient jamais frappés directement par le soleil dans le courant de la journée. Il est donc probable que le comportement du *Serropalpus* est entièrement réglé par une héliophobie prononcée.

Les arbres à *Serropalpus*, lorsqu'au moins une partie des troncs est ensoleillée, abritent des *Monochamus sartor* Picard et des *Monochamus sutor* L. Ces Longicornes se réfugient le soir dans les houppiers non écorcés des arbres abattus (tous les arbres que nous avons vus dans les coupes sont entièrement écorcés par les bûcherons, qui ne laissent intacts que les houppiers). Ils ressortent le lendemain, une fois que le soleil est venu les frapper, courent sur les troncs ou volent aux alentours, les femelles se réfugiant souvent sur la face intérieure du tronc des arbres à terre.

En résumé, les conditions météorologiques particulières de l'année 1945 nous permirent d'évaluer l'action de facteurs écologiques dissociés par une sécheresse exceptionnelle, alors qu'en temps ordinaire tous ces facteurs agissent simultanément. Nous regrettons beaucoup que, en l'absence d'un ionomètre, nous n'ayons pu évaluer l'ionisation atmosphérique, qui, d'après nous, le jour où on l'étudiera, se révélera comme le facteur écologique primordial. Parmi les facteurs que nous pûmes mesurer, dans une région aussi humide que la Grande-Chartreuse, c'est celui de l'humidité relative atmosphérique qui est, incontestablement, le plus intéressant. Nous pûmes ainsi distinguer, parmi des espèces cohabitant dans un climat essentiellement humide, celles qui étaient particulièrement sensibles au facteur hygrométrique, comme la *Leptura virens* par exemple. L'éclairage, à l'ordinaire fortement tamisé par de lourdes nuées, fut d'une intensité exceptionnelle, et il nous permit donc d'apprécier l'importance de l' « héliophilie » chez certaines autres espèces, comme les *Saperda similis* et *scalaris*. Nous pûmes également nous rendre compte que des Insectes, comme *Pachyta 4-maculata* ou *Gaurotes virginea*, qui possèdent toutes deux une assez vaste zone de répartition dans les régions montagneuses de la France, restent

insensibles à l'humidité relative atmosphérique, facteur climatique prépondérant d'une des régions les plus humides de France.

Nous espérons que ces quelques observations montreront tout l'intérêt et tout le parti qu'on peut tirer des perturbations climatiques apportées par des années aussi exceptionnelles que 1945. Les quelques précisions que nous donnons sur l'écologie de certaines espèces du massif de la Grande-Chartreuse permettront, d'autre part, à ceux de nos collègues qui s'y rendront de rechercher ces espèces avec plus de succès et avec une moins grande perte de temps qu'ils ne l'auraient fait auparavant.

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES *(MACROTERMITINÆ)*[1]

(Suite)

Par Pierre-P. GRASSÉ

IV. — La « culture » des Champignons.

Quel rôle exact jouent les Termites à l'égard des Champignons ? Tout incite à penser que celui-ci est indirect : l'Insecte crée seulement le milieu (caverne chaude et support nutritif) propre au développement du *Termitomyces*.

Même si une unique espèce de mycélium poussait dans et sur la meule, on ne pourrait affirmer que les Termites l'isolent « par le sarclage volontaire » des autres espèces. Car on sait aujourd'hui qu'un Champignon, par les substances qu'il élabore et rejette dans le milieu extérieur, crée autour de lui une ambiance hostile à la plupart des autres Champignons et aux Bactéries (*effet antibiotique*).

En culture artificielle sur gélose glucosée, les *Termitomyces*, comme dans la termitière, continuent à produire des mycotêtes qui sont donc des formations spéciales liées à des facteurs héréditaires et indépendantes de toute action directe des Termites sur le mycélium (R. Heim, 1940).

Il ne semble pas que les Insectes interviennent davantage dans le déclenchement de la reproduction sexuée chez les *Termitomyces*. Selon Bathellier (1927), la transformation d'une mycotête en pseudorhize ne se produirait pas dans une termitière normale, car le milieu y serait tel que le Basidiomycète y demeurerait bloqué à l'état de mycélium et de mycotêtes.

Cette opinion est trop absolue. Si, en saison sèche, on ne trouve pas, dans une termitière saine, de pseudorhize partant d'une meule, il n'en va plus de même en saison humide. Petch (1906), à Ceylan, a vu se développer sur certaines meules plus de cinquante pseudorhizes, dont une seule parvenait à se frayer un chemin à l'extérieur et à fructifier. Par la suite, les cordons stériles étaient consommés par les ouvriers de l'*Odontotermes*

(1) Voir *Annales des Sciences naturelles* : Zoologie et Biologie animale, t. VI, 11e série, p. 97-172, 10 planches.

obscuriceps. R. Heim a fait, en Afrique occidentale, des observations analogues.

Il semble donc que, dans une termitière normale sous certaines conditions (pluies en particulier), le Champignon passe de la forme mycotête (phase asexuelle) à celle de pseudorhize avec chapeau externe (phase sexuelle) sans que les ouvriers aient à intervenir (1).

Aucun fait dûment observé ne permet d'affirmer que les *Macrotermitinæ* cultivent intentionnellement des Cryptogames. Les minutieuses études de R. Heim concordent avec les nôtres : il est abusif de dire que *des Termites cultivent intentionnellement des Champignons*.

R. Heim va même plus loin et interprète l' « Agaric termitophile *comme un commensal gêneur vis-à-vis du Termite* ».

Continuons à citer notre éminent Collègue : « Nous sommes à l'opposé de la théorie classique. La meule est une pièce maîtresse dans l'architecture du nid, une édification utile et délicate, la marque d'un raffinement en l'art de la construction et de l'aménagement dans lequel le Termite est passé maître. Mais cette pièce étonnante a son point faible : elle est faite d'une matière qui convient aux Champignons, et c'est la raison pour laquelle ils croissent sur le substratum qu'elle constitue.

Contre l'apparition de ces intrus, le Termite ne peut rien ; en général, il les supportera ; il saura limiter leur croissance en les consommant, peut-être plutôt comme moyen de suppression que comme procédé alimentaire ; enfin, quand il se verra obligé à les détruire rapidement dans l'intérêt supérieur de la termitière, il les expulsera hors de celle-ci (2). »

V. — Les Champignons des meules dans l'alimentation du couvain et des sexués fonctionnels.

Les données qui précèdent, si elles nous renseignent sur la nature et la vie des Champignons des meules, ne nous apportent que peu de lumière sur le rôle que jouent ces Champignons à l'égard des habitants du nid.

On sait que de nombreux auteurs ont vu dans les mycotêtes la principale ressource alimentaire de la termitière. Bugnion (1914, p. 24) prétend qu'elles servent à nourrir le couvain. Il écrit en termes émus : « Il n'y a

(1) Les cordons érigés que nous avons décrits (1937) sous le nom de *mycostèles* poussent sur des meules normales et dans les nids prospères des *Microtermes*. Sur certaines meules, ils atteignent des dimensions plus grandes que je ne l'ai indiqué naguère ; couramment, ils mesurent 5 à 6 millimètres. Ils traversent l'espace qui sépare la meule de la paroi et pénètrent peu dans la terre, mais assez cependant pour qu'en enlevant la meule ils restent dans le sol. La partie de la mycostèle qui pénètre dans la terre noircit. Les ouvriers circulent entre les mycostèles et ne paraissent pas les toucher. J'ai également observé de belles mycostèles sur les meules de l'*Ancistrotermes crucifer* représentées par la figure 10 (p. 116, 1944).

(2) Allusion à un trait de mœurs de certains *Odontotermes* (Bequaert, 1913 ; Bottomley et Fuller, 1921 ; R. Heim, 1941-1942) qui, dans des conditions non précisées, évacuent hors du nid des fragments de meules sur lesquels se développent les minuscules chapeaux du *Termitomyces microcarpus*. Il serait fort intéressant de connaître les causes de ce comportement particulier, que je n'ai pas eu l'occasion d'observer.

pas dans toute la termitière de spectacle plus charmant que celui de ces milliers de petits êtres, les Bébés-Termites, paissant sur les jardins comme des Moutons minuscules. » Nous avons montré (1937) combien ce tableau correspond peu à la réalité.

Nous avons notamment fait connaître l'absence de filaments mycéliens ou de fragments de mycotêtes dans le tube digestif des larves et des ouvriers de *Macrotermitinæ*. Nos examens concernaient surtout *Protermes minutus* et quelques *Bellicositermes*. De nouvelles recherches microscopiques, portant sur les larves de tous âges de *Bellicositermes natalensis*, ont abouti à des résultats quelque peu différents.

Tout d'abord, je confirme le fait, avancé par moi, que larves et nymphes prennent exclusivement des aliments élaborés par les ouvriers et sont gavées avec de l'aliment stomodéal. En effet :

1° Les pièces buccales du couvain sont trop molles pour ronger le bois ou tout autre solide tant soit peu dur ;

2° Les larves et les nymphes ne sortent pas de la termitière et, de ce fait, n'ont pas la possibilité de s'alimenter directement ;

3° Aucune observation n'a été faite de larves ou de nymphes prenant directement un aliment non élaboré ;

4° Le contenu intestinal des larves diffère beaucoup de celui des ouvriers ;

5° En élevage artificiel, on observe très souvent des ouvriers nourrissant les larves à la becquée.

Selon toute vraisemblance, ces constatations sont valables pour beaucoup de *Termitidæ* ; nos observations ont pu s'étendre aux *Cubitermes* s. l., aux *Amitermes* et aux *Pericapritermes*.

Ajoutons que nous avons mis à la disposition du couvain de *B. natalensis*, à l'intérieur d'un nid artificiel, une grande quantité de mycotêtes, à laquelle aucune larve n'a touché (1).

Je n'ai jamais assisté à la prise d'aliment proctodéal, *ce qui ne veut point dire que cette pratique n'existe pas* chez les *Macrotermitinæ*. Mais, comme la panse rectale des ouvriers est riche en débris de bois assez grossiers et contient souvent des grains de sable et autres particules minérales, qui ne se retrouvent pas dans le tube digestif des larves, on est en droit de conclure que l'aliment stomodéal est le *seul* à être distribué au couvain.

En quoi consiste cet aliment ? Je crois pouvoir affirmer que sa composition varie au gré de l'ouvrier : elle va de la salive pure à la pâtée de débris ligneux.

Les larves du premier âge ont un bol intestinal à peu près entièrement

(1) Cl. Fuller (1920) soutient que les pièces buccales des larves de *Macrotermitinæ* sont très capables de dilacérer les mycotêtes et qu'il est aisé de montrer que toutes ces larves se nourrissent, par elles-mêmes, de ces productions. L'année suivante, il change d'avis (Bottomley et Fuller, 1921) et écrit que les larves des Termites champignonnistes se contentent d'avaler les filaments cellulaires libres. Mais, à l'appui de ses dires, il n'apporte *aucune* observation positive. Il semble que cet entomologiste n'a même pas soupçonné que les larves des autres Termites supérieurs (Métatermites de N. Holmgren, *Termitidæ* s. s.), qui ne reposent pas sur des meules à mycotêtes et ne sortent pas du nid, sont *nécessairement* nourries à la becquée par les ouvriers.

liquide ; on y trouve, tout au plus, quelques rares corps figurés dont la nature n'a pu être précisée.

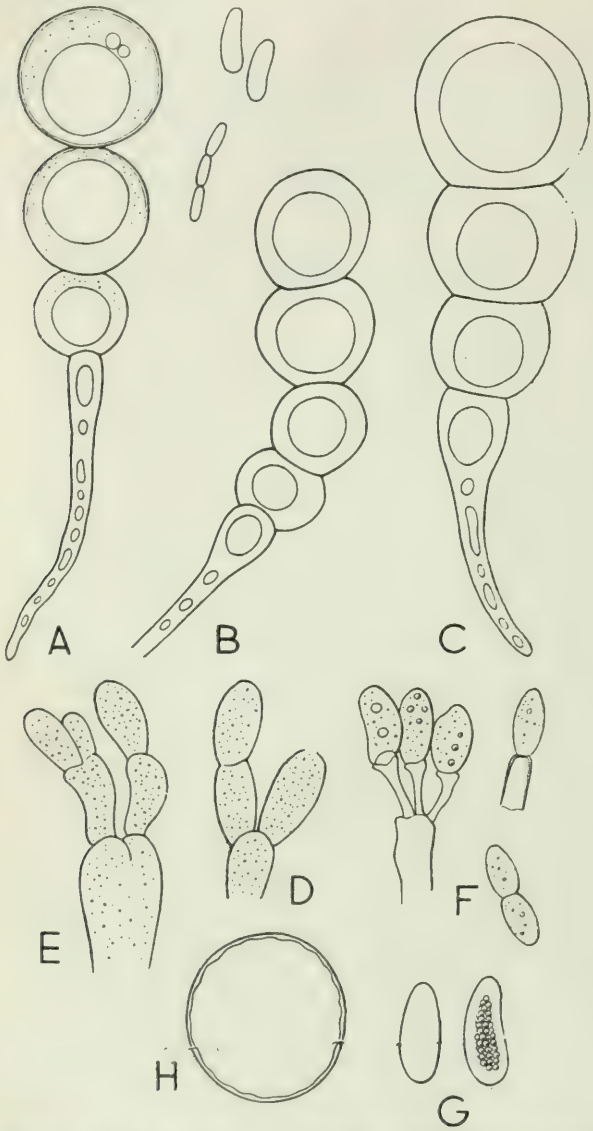


Fig. 31. — A, B, C, quelques aspects des filaments conidiophores des mycotêtes du *Termitomyces* sp. végétant sur les meules du *Bellicositermes natalensis* ; D, E, F, G, formation des conidies levuroïdes (blastospores) ; H, un sphérocyste (*in vivo*).

Toutes les larves du *B. natalensis* sont blanc laiteux ou translucides, mais une proportion notable d'entre elles, vues par la face dorsale, montrent une minuscule tache blanche dans l'abdomen. Cette tache correspond au contenu de la panse rectale vu par transparence. Sous le microscope, le contenu apparaît composé d'un fluide tenant en suspension de très menus fragments de bois, des bactéries et aussi des blastospores, dont beaucoup reconnaissables à leur forme en haricot, et quelques sphérocystes globuleux. *Blastospores et sphérocystes proviennent des mycotêtes* (1) (fig. 31).

Les nymphes du dernier âge ont, comme nous l'avons antérieurement indiqué (1937), l'intestin moyen et postérieur emplis de bois et de débris mycéliens (en faible proportion), dont je ne puis dire s'ils ont appartenu aux mycotêtes.

Mais le contenu intestinal de soldats et de *très nombreuses* larves d'ouvriers s'est révélé absolument dépourvu de débris de mycotêtes. Il ne faut prendre pour

(1) Les excréments des larves sont liquides et hyalins.

des aliments figurés ni les boules de sécrétion, ni les débris cellulaires provenant du remaniement de l'épithélium, qui constituent le *corps jaune* expulsé plus tard (1) avec les *intima* des intestins antérieur et postérieur (les débris de l'épithélium du mésentéron forment une pâte jaunâtre, d'où le nom de *corps jaune*).

La description donnée par WEYER (1935) de la rénovation épithéliale du mésentéron pendant la mue chez plusieurs Termites (*Microcerotermes*, *Nasutitermes*, *Macrotermes* et *Glyptotermes*) s'accorde, dans son ensemble, avec nos propres observations. On ne saurait trop insister sur l'importance du processus qui, au moins chez les *Bellicositermes*, commence *longtemps* avant que l'Insecte ne rejette son exuvie. On sait que les *Macrotermitinæ*, sur le point de muer, s'immobilisent (*hypnose* de BUGNION), gisent sur le flanc, les pattes rabattues sous le ventre, le long du corps, la tête inclinée vers la face ventrale, ce qui permet de bien dater le processus. Le cycle physiologique de l'épithélium mésentérique est le suivant : sécrétion mérocrine par transformation de l'apex des cellules avec rejet de volumineuses boules de sécrétion et d'enclaves simulant des Sporozoaires (*faux* parasites); expulsion, en bloc ou presque, de l'épithélium comme épuisé par la sécrétion (quelques cellules épithéliales sont éliminées avant la chute totale de l'épithélium mésentérique). Entre l'ancien épithélium et les cryptes de régénération s'étale une couche de cellules aplaties, originaires des cryptes, qui forme une membrane continue, laquelle est rejetée plus tard. Alors, des cellules issues des cryptes constituent le nouvel épithélium fonctionnel ; d'abord assez basses, elles montrent un beau plateau strié, puis, augmentent de hauteur et commencent alors à sécréter.

Jamais DOFLEIN, ni BUGNION, ni FULLER, ni ESCHERICH n'ont fait allusion à ces phénomènes ; aussi leurs interprétations sont-elles sujettes à caution.

Nos recherches aboutissent aux résultats que voici :

1° Les larves du premier stade ont un contenu intestinal fluide, pratiquement sans éléments figurés ;

2° La majorité des larves ayant dépassé ce stade, sans que nous puissions préciser leurs castes, ont un contenu fluide avec *bactéries et débris variés très peu abondants et non identifiables ;*

3° Une minorité de larves, reconnaissables à une petite tache blanche abdominale (distincte du *corps jaune*), visible par transparence, ont une panse rectale qui contient un liquide assez riche en fragments ligneux et en débris de mycotêtes ;

4° Les nymphes du dernier âge (futurs sexués ailés) ont le tube digestif plein d'une pâte épaisse faite de débris végétaux : bois et autres...

Les examens du tube digestif des larves ont été effectués au cours des mois de décembre et de janvier, ceux des nymphes au mois de mars. Il

(1) Dans les larves, il m'a semblé que le *corps jaune* est généralement digéré ; j'en ai vu les restes dans des intestins à épithélium columnaire et fonctionnel. Ses débris se voient aussi dans l'intestin postérieur. Je n'ai pas observé son expulsion, comme après la mue imaginale des *Calotermes* et des *Reticulitermes*.

n'est point sûr, étant donné que la production des diverses castes se fait selon un rythme saisonnier, que nos études aient porté sur toutes les catégories sociales (1).

Bugnion (1912) prétend que les mycotête sont consommées en quantité par le roi et la reine. Il écrit : « Ayant examiné moi-même à plusieurs reprises le contenu de l'estomac de la reine (*T. obscuriceps*), j'ai constaté la présence de nombreux débris de Champignons, entre autres d'une multitude de spores rondes flottant dans un liquide clair mélangées avec des débris d'épithélium. » Plus loin, dans le même mémoire, il répète cette assertion.

Nos observations ne sont pas en accord avec celles de notre devancier. Elles portent sur le tube digestif de nombreux sexués fonctionnels, mâles et femelles, de *Bellicositermes natalensis* et d'*Odontotermes sudanensis*.

L'intestin moyen, surtout dans la femelle, prend un développement considérable, en rapport avec la taille de l'Insecte, tandis que les segments antérieur et postérieur du tractus digestif changent peu.

Nous ne décrirons pas dans le détail la structure de l'intestin moyen ; nous retiendrons seulement que l'épithélium se compose de hautes cellules prismatiques, qui, à leur face interne, sont limitées par une forte bordure en brosse. Ces cellules ne demeurent pas longtemps dans cet état, car leur région apicale se gonfle, se fluidifie et forme une boule ou goutte, dans laquelle on ne voit plus trace de la bordure en brosse, et qui, se séparant du corps cellulaire, tombe dans la cavité intestinale. On suit avec la plus grande facilité ce processus de sécrétion mérocrine qui intéresse l'intestin moyen sur toute sa longueur et se manifeste avec une *extraordinaire intensité*. Ajoutons que des cellules épithéliales en nombre important tombent tout entières, cytoplasme et noyau, dans la cavité digestive. Les destructions sont compensées par la prolifération des éléments épithéliaux disposés en niches ou cryptes.

Cette sécrétion méro-holocrine est un processus physiologique normal, qui s'observe sur l'*animal vivant* et n'est nullement une fausse apparence produite par les liquides fixateurs agissant sur l'épithélium intestinal. Elle a été vue chez des Insectes appartenant à des ordres variés (Orthoptères, Lépidoptères, Diptères, etc...), mais chez aucun d'eux n'a l'ampleur qu'elle prend chez les rois et reines de Termites. Aussi est-il pour le moins singu-

(1) Nous avons aussi étudié le contenu intestinal des ouvriers, des larves et des nymphes d'*Acanthotermes acanthothorax* ; les résultats obtenus rappellent ceux qu'ont donnés les autopsies de *Bellicositermes*. L'intestin des ouvriers contient surtout des fragments de bois, quelques corpuscules rappelant les conidies *levuroïdes* des mycotêtes, de nombreux Bacilles sporulés, des Bacillacées du type *Arthromitus* (deux espèces), des fragments d'asques, de petits Flagellés du type *Eutrichomastix*. Aucune formation rappelant les sphérocystes des mycotêtes n'a été vue. Toutefois, nous avons trouvé dans certains individus des corps sphériques, peut-être fongiques, mais ne paraissant pas provenir des mycotêtes.

Dans la panse rectale des larves d'ouvriers, nous avons observé, en grande quantité, des sphérules ; après les avoir comparées aux sphérocystes des mycotêtes, nous n'avons pu conclure à leur identité avec eux, pas plus qu'avec aucun autre élément constituant les mycotêtes. La panse des nymphes contient des sortes de levures qui ne peuvent être assimilées, en toute certitude, à des conidies levuroïdes.

lier que BUGNION ne la signale pas. Pourtant, cet auteur reproduit une coupe de l'intestin moyen d'une reine d'*Odontotermes redemanni* où l'on voit le rejet des boules de sécrétion. Il est possible que l'entomologiste suisse ait pris celles-ci pour des conidies ou des spores.

Les examens microscopiques du contenu intestinal que nous avons pratiqués ne nous ont *jamais* montré, jusqu'ici, de corpuscules identifiables à des conidies ou autres éléments appartenant à des mycotêtes. Les boules de sécrétion et les corps cellulaires expulsés de l'épithélium ne peuvent être confondus avec des formations d'origine fongique.

Les sphérules de sécrétion passent par un stade granuleux, puis, progressivement lysées, se fondent dans le fluide intestinal. Toutefois nous avons retrouvé dans l'intestin moyen, comme dans le rectum, des corpuscules riches en granules chromatiques correspondant par la forme, la structure et la taille, à des noyaux de cellules intestinales. Autour de ces corpuscules persiste parfois une masse faiblement colorable que nous assimilons à du cytoplasme altéré.

Bref, le contenu intestinal des rois et des reines examinés par nous se montre fait d'un liquide hyalin tenant en suspension un nombre immense de sphérules de sécrétion, grosses d'environ 10 à 12 μ, auxquelles s'ajoutent des corps cellulaires et des Bactéries. Celles-ci forment dans l'intestin postérieur une couche continue, sorte de voile, appliqué contre l'intima ; elles sont du type *Coccus*. Il en est d'autres, moins abondantes, en courts bâtonnets.

Ces observations histologiques, jointes à celles faites sur les animaux vivants, nous convient à conclure que les mycotêtes n'entrent pas dans le régime alimentaire des sexués fonctionnels, qui sont nourris essentiellement de salive pure (1).

Ajoutons que la lyse des boules de sécrétion s'accompagne probablement de la libération des diastases propres à rendre assimilables les substances contenues dans la salive. Les produits de liquéfaction des boules de sécrétion sont absorbés à leur tour par l'épithélium. Ainsi, l'Insecte reprend sous une nouvelle forme les produits élaborés par lui-même en quantité très importante. Ce phénomène n'est pas sans rappeler l'absorption de la bile par l'intestin, telle qu'on la décrit chez les Vertébrés.

Nous avons encore étudié au microscope le contenu intestinal des imagos ailés, futurs fondateurs de nouvelles colonies, pris dans la termitière de *Bellicositermes bellicosus*, *B. natalensis*, *Ancistrotermes cavithorax*... La dilatation rectale de tous contenait, en quantité toujours notable et parfois importante, du bois plus ou moins finement trituré. Celle de quelques ailés de *B. natalensis* était très riche en spores de Champignon réunies en amas. Dans un sujet, elles formaient la majeure partie du bol intestinal : de forme ellipsoïdale, mesurant 20 μ de grand axe, elles avaient une paroi lisse, fort épaisse et faiblement jaunâtre, laissant voir un contenu intact

(1) Dans l'intestin d'une reine, nous avons observé trois ou quatre très petits fragments de bois, probablement régurgités par un ouvrier en même temps que de la salive.

avec un noyau. Elles ne correspondaient à *aucun* élément, connu de nous, provenant des mycotêtes ; sans doute, avaient-elles été prises, hors de la termitière, par un ouvrier qui les avait par la suite régurgitées dans la bouche d'un ailé.

Nous avons trouvé du bois et quelques spores indéterminables dans l'intestin des ailés encore blancs, c'est-à-dire venant de muer depuis peu. Il faut admettre que l'intestin des nymphes se vide incomplètement au cours de la mue, ou bien que les ouvriers nourrissent les ailés très peu de temps après qu'ils ont changé de peau.

En bref, nos examens ne nous permettent pas de dire que le Termite ailé, essaimant, emporte avec lui les cellules propagatrices du Champignon à la manière des femelle d'*Atta*, Fourmis champignonnistes.

Au total, nos nouvelles observations apportent une donnée positive : l'intestin d'une certaine proportion de larves contient d'incontestables débris de mycotêtes.

Donc les ouvriers mangent des mycotêtes, les mélangent à leur salive, en font une bouillie qu'ils régurgitent dans la bouche de *certaines* larves. Ajoutons que nous avons vu, à plusieurs reprises, des ouvriers se saisir d'une mycotête et la transporter, tenue entre leurs mandibules. Ils ne la mastiquaient qu'après l'avoir cueillie (1).

Nous croyons peu probable que les *Macrotermitinæ* administrent à chaque caste une nourriture particulière. En tout cas, cette éventualité ne peut être ni confirmée, ni infirmée par nos observations qui n'ont pas été complétées par le diagnostic précis de la caste des larves contenant des fragments de mycotêtes. *Le point établi par nous est que les larves ne reçoivent pas la même nourriture aux stades successifs de leur cycle.*

Nous savons déjà qu'étant donnée leur faible masse les mycotêtes ne peuvent être, pour la termitière, un aliment énergétique, mais tout au plus un aliment apportant des vitamines ou quelque facteur de croissance. Il faut pourtant se garder d'accorder trop de créance à cette dernière supposition et se rappeler que, lors de la fondation de la société, les premiers ouvriers et soldats apparaissent, alors qu'aucune meule n'a encore été construite (2).

(1) L'abondance et la taille des mycotêtes varient d'une espèce à une autre : peu nombreuses et d'assez grande taille chez les *Acanthotermes* et *Pseudacanthotermes*, petites et abondantes sur les meules de *Microtermes*, de *Protermes*, de tailles très inégales chez *B. natalensis*. Nous les avons trouvées peu abondantes mais très grosses, taille moyenne d'un grain de chènevis, dans les nids du *B. bellicosus* des environs de Niamey (bords du Niger).

(2) Relevons ici une grave méprise commise par Harms (1927), qui attribue aux larves de *Macrotermes gilvus* la confection de la première meule. Sans doute n'ai-je pas étudié cette espèce, mais toutes les larves de *Macrotermitinæ* que j'ai observées sont *physiologiquement* incapables de se livrer à un tel travail. Elles ne sortent pas du nid et n'ont pas les mandibules assez dures pour ronger le bois. L'erreur de Harms s'explique, dans une certaine mesure, par le fait que les premiers ouvriers formés sont de petite taille ; l'auteur allemand, peu familiarisé avec les Termites, les a pris pour des larves.

VI. — La signification des meules.

Nous ne reprendrons pas les arguments qui nous ont fait écrire (1937) que les mycotêtes ne tiennent, dans l'alimentation des ouvriers, qu'un rôle effacé (on ne trouve, dans le tube digestif des ouvriers, que peu de débris pouvant provenir du velours mycélien ou des mycotêtes). Nous ne dirons plus, il est vrai, que les *Macrotermitinæ* n'utilisent ni le velours mycélien, ni les mycotêtes pour l'alimentation de leur couvain ; nous avions généralisé trop vite nos examens négatifs.

Le rôle alimentaire des Champignons étant tenu, jusqu'à preuve du contraire, plutôt comme accessoire, il est permis de se demander quelle est la raison d'être des meules. Les Termites les construisent-ils inutilement ? Tant d'efforts seraient accomplis en pure perte ? Après tout, pourquoi pas ? Les activités vides de ces Insectes ne nous ont-elles pas appris que, pour agir, les Termites n'ont besoin ni d'accomplir un travail utile, ni d'être poussés par la nécessité.

Une telle opinion, en somme défendable, a pourtant le défaut d'offrir une solution facile et paresseuse. Mieux vaut encore chercher que de l'adopter à titre définitif.

Nous avions admis que Smeathman était dans le vrai quand il faisait des meules les nourriceries de la termitière. Aujourd'hui, nous sommes plus réservés. Si, chez les *Odontotermes* et *Protermes*, on ne trouve jamais le couvain en dehors des meules, chez les *Bellicositermes* et les *Microtermes*, la règle est beaucoup moins stricte.

Chez *Bellicositermes natalensis*, dans l'habitacle, il existe des zones « feuilletées » faites de chambres basses (4 à 6 millimètres de haut) et larges dont le plancher est couvert de larves tout autant que les meules avoisinantes. Notre attention ayant été attirée par cette particularité, nous avons pu nous rendre compte que les larves entassées dans les zones feuilletées ne venaient pas d'être prises sur les meules par les ouvriers effrayés et portées dans les chambres plates, tandis que l'on ouvrait la termitière. L'effraction ayant été très rapide, les Insectes n'avaient matériellement pas eu le temps d'effectuer le transport d'un aussi grand nombre de larves (1). Dans une termitière de *B. natalensis*, haute de $0^{m},60$, le couvain était plus abondant dans la zone feuilletée que sur les meules !

Nous avons trouvé du couvain, à plusieurs reprises, dans la loge royale, et nous avons la certitude que l'élevage s'y faisait normalement et qu'il ne s'agissait point de larves apportées, depuis peu, de l'extérieur. En effet, dans une loge royale, se tenait un soldat blanc (stade précédant la dernière

(1) Cette observation n'infirme pas le fait que des ouvriers retirent les larves des meules pendant qu'on démolit la termitière et les transportent dans les régions profondes du nid et *même dans la périécie.*

mue) plus large que les ouvertures faisant communiquer la loge avec le reste de l'habitacle.

Le cas de *Microtermes hollandei*, rapporté dans les pages qui précèdent, corrobore aussi les faits énoncés ci-dessus. Certaines chambres du nid de ce Termite contenaient des œufs du couvain et rien d'autre. Toutefois, signalons que ce couvain comprenait exclusivement des larves âgées et surtout de grosses nymphes à longs fourreaux alaires.

Il résulte de ces constatations que *certains Macrotermitinæ sont parfaitement capables d'élever leur couvain ailleurs que sur des meules. Celles-ci ne sont donc pas d'indispensables nourriceries où les larves trouvent un substrat à contact doux et une humidité constante.*

La matière de la meule, dans certaines circonstances, peut devenir par

Fig. 32. — Nids expérimentaux de *Bellicositermes natalensis* (ouvriers et larves non représentés) : A, au début ; B, après la construction de la loge royale. Les meules et les fragments de bois restent en dehors du nouvel édifice. Réduit de trois fois et demie.

elle-même un aliment. Les *Macrotermitinæ* retirés de leur nid la mangent de préférence à la sciure de bois. Ainsi des ouvriers de *B. natalensis*, mis en élevage expérimental, disposant d'argile, de sciure de bois et de meules toutes faites, construisent un nid (Grassé, 1940) où la sciure est entassée dans des chambres, alors que les meules sont laissées à l'extérieur (fig. 32). Les mycotêtes sont consommées en premier, puis vient le tour des meules ; quant à la sciure, elle reste intacte. En outre, il est vraisemblable que les ouvriers de ce même Termite mangent tout ou partie de certaines meules quand ils remanient l'habitacle.

Les meules, épuisées par la poussée des pseudorhizes et réduites à peu de chose, sont détruites et probablement consommées par les ouvriers. Toutefois, dans les nids très étendus du *Cyclotermes erraticus*, nous avons trouvé, à différentes reprises, des meules recouvertes d'une moisissure verdâtre, dépourvues de couvain et *laissées intactes* par les ouvriers. La même constatation a été faite sur des meules de *Pseudacanthotermes mili-*

taris, qui, bien qu'appartenant à une termitière active, avaient été abandonnées et étaient entièrement blanches de moisissures. Certains Champignons répugneraient-ils aux Termites ? C'est possible. Notons encore que, dans des nids de *Cyclotermes erraticus*, nous avons trouvé des chambres sans meules, mais qui, apparemment, en avaient contenu auparavant. Dans l'une un débris de meule desséchée a été découvert. Il est vraisemblable que le Termite abandonne les chambres exposées à la sécheresse, en construit de nouvelles en profondeur et alors mange ou transporte ailleurs la matière des meules.

Il apparaît, en somme, que les meules peuvent, à titre exceptionnel, servir d'aliment. Mais nous sommes loin de l'interprétation de Kemner dont nous avons déjà fait justice (Grassé, 1937, et page 160 du présent mémoire), d'après laquelle la meule est le souvenir d'une industrie abandonnée et ne représente plus qu'un aliment de réserve fait de « bois à demi digéré ».

On peut aussi soutenir (Ghidini, 1938), non sans quelque vraisemblance, que la meule, éponge imbibée d'eau, maintient constant le degré hygrométrique de l'atmosphère du nid, que son toucher velouté plaît aux Termites et sert aux larves de tapis moelleux. Mais il s'agit là de fonctions accessoires et d'ailleurs non démontrées expérimentalement. Le lecteur relèvera dans les pages qui précèdent maints faits qui limitent singulièrement la portée de ces hypothèses : humidité des matériaux du nid, présence du couvain dans les zones feuilletées, etc...

De nos études sur les meules à Champignons de *Macrotermitinæ*, quelques faits importants se dégagent :

1° Les meules ne sont pas les obligatoires nourriceries du couvain ;

2° Les mycotêtes ne représentent pas, pour la colonie, un aliment quantitativement important ;

3° Les larves, au moins à un certain stade de leur développement, reçoivent avec l'aliment stomodéal des fragments de mycotêtes.

Il semble donc qu'un seul rôle puisse être accordé aux meules et plus précisément aux mycotêtes : celui d'aliment adjuvant apportant des substances de croissance indispensables ou simplement favorables au développement larvaire.

Cette hypothèse se heurte à une difficulté, importante sans doute mais non insurmontable : *les premiers ouvriers sont élevés par les fondateurs de la colonie en l'absence de toute meule.* On peut répondre à l'objection que le roi et la reine ont, dans leur salive ou dans leur contenu intestinal, des substances qui remplacent les facteurs de croissance élaborés par les Champignons.

Le débat restera ouvert aussi longtemps que l'on ne sera pas fixé sur le rôle exact que tiennent les Champignons dans l'alimentation des Isoptères.

Les Termites sont avant tout des consommateurs de cellulose qu'ils empruntent à des aliments variés, notamment au bois. Mais il semble que peu d'entre eux puissent se sustenter exclusivement de cette dernière matière, même lorsqu'ils hébergent des Flagellés symbiotiques.

Néanmoins, au laboratoire, nous avons vu des colonies de *Calotermes*

flavicollis, de *Neotermes aburiensis*, de *Glyptotermes iridipennis* et de *Cryptotermes lamanianus*, se développer et essaimer bien qu'étant nourries avec des bois reconnus exempts de *Champignons végétants* (la présence éventuelle de spores ne peut être exclue). Le cas de *Cryptotermes lamanianus* est particulièrement probant : nous avons eu de belles colonies de cette espèce vivant dans les parois de boîtes à préparations microscopiques, en bois de peuplier, *sec et parfaitement sain.*

On constate que la plupart des Mésotermites et Métatermites ont une préférence marquée pour le bois attaqué par des Champignons ou des Bactéries ; ce qui ne veut point dire qu'ils délaissent le bois sain. J'ai vu à maintes reprises des *Reticulitermes* (*R. flavipes* et *lucifugus*), *Schedorhinotermes* (*S. provisorius*), *Coptotermes* (*C. sjöstedti*), consommer des branches, des planches, des poutres indemnes de toute infection bactérienne ou fongique. J'ai fait la même constatation sur des *Macrotermitinæ* (*Cyclotermes erraticus*, *Ancistrotermes cavithorax*, divers *Bellicositermes*...).

Dès 1925, John a soutenu que les Termites sont bien plus mangeurs de Champignons que de bois. S'ils consomment le papier, le cuir..., c'est uniquement parce que ces matières contiennent des Champignons ! Cette thèse est tout à fait excessive. Nous savons que les Termites n'ont aucune prédilection particulière pour les Cryptogames ; la preuve en est qu'ils respectent ceux qui poussent sur leur demeure et qu'ils mangent des aliments dont *on est sûr* qu'ils ne renferment aucun Champignon.

Pourtant nous inclinons à croire que les Champignons ont une réelle valeur alimentaire pour les Termites. Des recherches expérimentales viennent à l'appui de cette opinion. Hendee (1933), en ensemençant des milieux de culture avec des fragments de bois minés par des *Calotermes*, *Zootermopsis* et *Reticulitermes*, a vu pousser des Champignons appartenant à des espèces banales et ubiquistes qui n'ont rien de « termitophiles », tandis que les essais de culture à partir de morceaux de bois non envahis par les Termites ont donné des résultats négatifs. D'autres ensemencements, à l'exception d'un seul, réalisés avec des fragments de termitière, les excréments, le contenu intestinal des Termites ou même en frottant les Insectes contre le milieu de culture, ont aussi donné des résultats positifs. Hendee n'indique pas sous quel état le Champignon se trouvait dans les bois : mycélium, spores? C'est pourtant le point le plus important à connaître pour le problème considéré ici.

Hendee (1933) a encore établi, par des élevages comparatifs, que la croissance, le poids sec et la teneur en azote des *Zootermopsis angusticollis* sont maxima quand ces Insectes sont nourris de bois infiltré de Champignons. Les régimes composés exclusivement soit de bois sain, soit de Champignons, leur sont moins favorables.

Récemment, Hungate (1941, 1944) a précisé ces données. Dans les élevages de *Zootermopsis*, de *Calotermes snyderi*, de *Reticulitermes claripennis*, la croissance des individus et de la colonie tout entière est meilleure sur bois contenant des Champignons ou additionné d'un composé azoté (sulfate d'ammonium) ou d'extraits de levures que sur bois sain.

Il constate aussi que le bois s'enrichit en azote aux dépens du sol avec lequel il est en contact, grâce aux Champignons qui passeraient de la terre dans les tissus ligneux, et que les colonies de *Zootermopsis* se développent mieux dans du bois reposant sur la terre que dans du bois isolé (1).

En vérité, le problème des aliments azotés des Termites est complexe et ne se pose pas de la même manière dans toutes les espèces. Il est *certain* que la plupart des *Calotermitidæ se développent normalement* dans du bois qui ne se trouve pas en contact direct avec le sol, contrairement aux *Mastotermes*, aux *Rhinotermitidæ*, aux *Termitidæ*.

La nécessité alimentaire des Champignons n'est point absolue. Il semble que le Termite emprunte à des aliments variés l'azote dont il a besoin : *l'essentiel pour lui est d'en trouver suffisamment sous une forme assimilable afin d'assurer sa croissance et celle de sa progéniture.* Les Champignons, enrichissant le bois en azote, favorisent le développement des Termites. Toutefois HUNGATE lui-même a noté que, certains bois, bien que fortement infiltrés de Champignons, arrêtent pratiquement la croissance des Termites. En outre, dans des fragments de Pin où poussent à l'état pur des Champignons tels que *Poria incrassata*, *Trametes serialis*, *Lenzites* et *Collybia*, les *Zootermopsis* n'ont pu s'accroître (2).

L'ensemble de ces recherches, en dépit de son intérêt, n'instruit guère sur le rôle éventuel des meules à Champignons. Aussi certaines opinions de HUNGATE (1941) doivent-elles être accueillies avec réserve. La découverte du rôle joué par les Champignons dans la nutrition des *Zootermopsis*, représentants de la famille archaïque des *Termopsidæ*, suggère, selon cet auteur, que la dépendance (*sic*) à l'égard des Champignons est un caractère primitif des Isoptères qui a atteint son plus grand développement chez les Termites « mycoculteurs ». Cette interprétation, dans l'état actuel de nos connaissances, n'a que la valeur d'une fragile hypothèse. Tout ce que nous avons dit dans les pages précédentes et dans nos mémoires antérieurs montre que les mycotêtes ne peuvent être considérées comme un aliment protidique ou glucidique *quantitativement* important. Malheureusement HUNGATE ignore les travaux français.

Pour comprendre la signification réelle des meules, il faudrait connaître avec précision les besoins nutritifs, *quantitatifs* et *qualitatifs*, des Termites. Seules les recherches de COOK et SCOTT (1934) ont apporté quelques renseignements sur ce sujet : *Zootermopsis angusticollis* ne se développe normalement et ne demeure en bonne santé que s'il dispose d'un régime alimentaire contenant sucres, protéines, sels et vitamines A, B, D et G : mais elles nous laissent dans l'ignorance quant à la nécessité éventuelle des Champignons.

(1) Les travaux de HUNGATE ont également montré que l'azote utilisé par les Termites n'est pas d'origine atmosphérique.

(2) L'élevage des Termites est *extrêmement* délicat et dépend de facteurs variés. Avant d'attribuer à tel ou tel de ceux-ci l'arrêt de la croissance ou la mortalité des sociétés, il faut procéder à une étude attentive.

VII. — La construction des meules.

J'ai réussi, chez *Protermes minutus*, à observer les étapes successives de la construction des meules dans une termitière en cours d'agrandissement. La seule observation antérieure a été faite par Escherich (1911), à Ceylan, sur l'*Odontotermes redemanni* : deux colonnettes en pâte de bois, situées à 3 centimètres l'une de l'autre.

La meule, selon qu'elle est la première ou la deuxième à être édifiée dans une chambre, ne se présente pas de la même manière à ses débuts.

1° La meule a pour point de départ quelques colonnettes ou piliers faits en boulettes de bois mâché. Ces colonnettes, grossièrement cylindriques, sont disposées sur un cercle plus ou moins régulier, qui marque à la fois la périphérie de la future meule et la ligne de contact de celle-ci avec le sol de la loge ; arrivées à une certaine hauteur (moins d'un centimètre), elles s'inclinent vers l'intérieur et se bifurquent. De proche en proche, leurs « branches » se soudent, réalisant un réseau dont la forme générale évoque une coupole à claire-voie (fig. 33). Le tout est très fragile ; je ne suis pas parvenu à retirer intacte cette construction de son alvéole. Ni velours mycélien, ni mycotêtes ne s'observent à ce stade ; ils n'ont pas encore eu le temps de pousser.

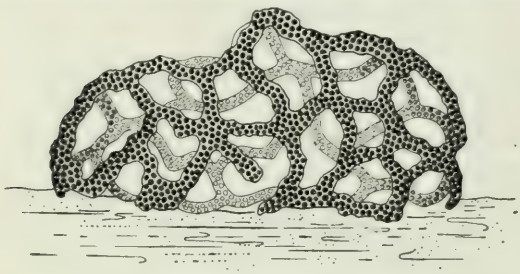


Fig. 33. — Ébauche à claire-voie d'une meule de *Protermes minutus*.

Par la suite, les ouvriers comblent les vides du réseau, ne laissant que les étroits espaces qui donnent à la meule achevée son aspect alvéolaire. A aucun moment, l'ébauche de la meule n'adhère à son support.

Ce mode de construction est singulièrement proche de celui que *Bellicositermes natalensis* et *Cephalotermes rectangularis* utilisent quand ils rebâtissent leur nid. Il se caractérise :

— *a.* par une confluence d'ébauches qui implique une délimitation du périmètre de l'édifice (Cf. Grassé, 1940, pour reconstruction du nid) ; — *b.* par l'édification d'une ébauche complétée peu à peu ; — *c.* par la coordination des travaux qu'accomplissent les divers ouvriers.

La minutieuse analyse expérimentale du comportement des Termites en tant que constructeurs est hautement désirable, car elle permettra d'élucider les mécanismes physiologiques, sensoriels et autres, qui entrent en jeu dans ces travaux complexes.

Notons que la nouvelle meule est proportionnée au volume de la loge préexistante. Comment s'opère l'évaluation ? Nous l'ignorons absolument ; il est possible qu'elle dépende de stimuli olfactifs émanant des parois en

terre de la loge ou, plus vraisemblablement, de stimuli tactiles. Elle est, sans doute, une de ces réponses automatiques ou semi-automatiques à des stimulations périphériques dont les Termites sont coutumiers.

2° Nous savons que le *Protermes* a l'habitude de construire le plus souvent deux, parfois trois meules superposées et emboîtées les unes dans les autres. Les meules internes secondaires ne paraissent pas être construites par confluence. En effet, nous avons trouvé leurs ébauches qui sont de petites galettes massives sans alvéoles. Leur construction se fait par *appositions* successives de matériaux et ne paraît pas précédée d'une ébauche alvéolaire comme dans le cas précédent. Ces galettes, par la suite, sont perforées et finissent par ressembler à la meule primaire. Il est vraisemblable que les meules secondaires externes sont bâties par confluence, au dessus de la meule primaire.

Dans une termitière du même *Protermes minutus*, pendant la saison des pluies, j'ai pu observer que les ouvriers augmentent l'épaisseur de la meule par apport de nouveaux matériaux qui sont très exactement déposés sur les bords supérieurs des alvéoles, de telle sorte que les trous allant d'une face à l'autre sont respectés. Les matériaux nouvellement déposés sont d'un brun foncé qui tranche sur le beige clair des parties anciennes (fig. 34). Plus tard, le mycélium les envahit et y donne des mycotêtes.

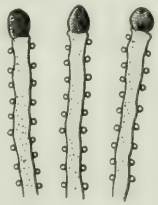


Fig. 34. — Portion d'une coupe faite à travers une meule dont les ouvriers de *Protermes* viennent d'augmenter l'épaisseur. En noir, les parties ajoutées ; sur les les faces des cloisons, les mycotêtes.

D'une façon générale, les meules à leur début sont plus massives et moins régulièrement alvéolaires (aspect rappelant un gâteau d'Abeilles) que les vieilles. Les additions successives de matériaux qui ont pour effet de les *épaissir* aboutissent à un aspect plus géométrique, plus cellulaire.

VIII. — Les amas de sciure.

Sur ces formations caractéristiques de la lignée des *Bellicositermes*, je n'ai rien de nouveau à dire, et le lecteur sait déjà sous quels aspects divers cette sciure se présente dans les nids des différents genres : épandue sur le sol (*Pseudacanthotermes*, fig. 12), réunie en olive (*Acanthotermes*, fig. 13), amassée en grands tas creusés de trous et de vallées (*Bellicositermes*, fig. 14). Le nombre des amas est toujours inférieur à celui des meules (1).

La sciure se compose de débris végétaux les plus variés, avec quelques grains de sable, des boulettes de gomme, etc... Nous avons fait connaître qu'elle est imbibée d'un liquide riche en Bactéries (salive probablement), qu'il est facile d'exprimer par simple pression entre les doigts.

(1) Rappelons que les nids de *Bellicositermes bellicosus* ouverts à Niamey, auprès du Niger (voir fig. 17), *ne contenaient pas* de sciure.

La sciure représente, c'est vraisemblable, des aliments amenés à pied d'œuvre et utilisés par les ouvriers au fur et à mesure de leurs besoins et de ceux du couvain. Aucune observation directe ne me permet d'être affirmatif.

Un point intéressant sur lequel je n'ai pas, jusqu'ici, attiré l'attention est que jamais les Champignons ne poussent sur les amas de sciure, que ceux-ci se trouvent dans la termitière ou soient mis à l'air libre.

La présence de la sciure de bois n'est mentionnée qu'accessoirement par les termitologues, à l'exception de Bathellier (1927), qui en a étudié la composition chez *Macrotermes gilvus* et qui estime que les débris végétaux entassés par l'Insecte servent à la fabrication des meules. Cette interprétation, bien que plausible, n'est point certaine ; n'oublions pas que la lignée des *Odontotermes* fabrique des meules sans faire des tas de sciure.

IX. — Le cannibalisme.

Tous les Termites, à quelque famille qu'ils appartiennent, pratiquent le cannibalisme. Les blessés, les malades, les morts sont dévorés par leurs congénères ; aussi, dans une termitière bien portante, ne trouve-t-on jamais de cadavres.

Nous avons observé à deux reprises un cas extraordinaire de cannibalisme chez les *Bellicositermes*. Dans deux nids artificiels, les reines moururent parce qu'insuffisamment nourries, les ouvriers n'étant pas assez nombreux pour les alimenter (1). Aussitôt après leur mort, elles furent dévorées par les ouvriers, qui en moins de quarante-huit heures firent disparaître les cadavres. Étant donnée la masse énorme des reines et le nombre relativement faible des ouvriers, ceux-ci durent absorber une quantité de chair supérieure ou égale à leur propre volume ! Ajoutons que le cannibalisme se développe beaucoup dans les élevages placés dans de mauvaises conditions (carence en azote ou toute autre substance, aliments secs, atmosphère à degré hygrométrique inadéquat, air non confiné...).

(1) Les élevages ne peuvent réussir que si la reine est assez petite pour être nourrie par un nombre relativement faible d'ouvriers.

TROISIÈME PARTIE

NOTES SUR LE COMPORTEMENT ET LA PHYSIOLOGIE DES *MACROTERMITINÆ*

I. — Rapports des ouvriers et des soldats avec les sexués fonctionnels.

Le couple des sexués fonctionnels exerce, dans toute termitière, une vive attraction sur les ouvriers. C'est là un fait bien connu. J'ai montré ailleurs que le comportement des ouvriers est grandement influencé par la présence de la reine : abolition de la réaction de fuite, refoulement de la photophobie... et pour le détail je renvoie le lecteur à mes publications de 1937, 1939 et 1940. Je désire insister seulement sur l'attraction que les ouvriers éprouvent à l'égard de leur reine. Mes observations concernent surtout le Termite du Natal conservé en élevage artificiel.

Dans le nid qu'ils construisent à l'intérieur d'une boîte de Petri mesurant 21 centimètres de diamètre sur 4 centimètres de haut, les ouvriers de *B. natalensis* ne revêtent pas d'emblée le plancher d'argile ; on peut donc, par-dessous et à l'aide d'un miroir incliné à 45°, observer, tout à son aise, ce qui se passe dans la cellule royale ; mais, pour ne pas troubler les habitants, encore faut-il utiliser l'éclairage le plus faible possible.

La reine est une machine à fabriquer des œufs : un sujet long de 100 millimètres, large de 33 millimètres, pondait de 19 à 29 œufs par minute ; un autre de 120 millimètres de long et de 35 millimètres de large, vingt-quatre heures après sa capture et sans avoir reçu de nourriture, continuait à rejeter 10 œufs à la minute !

Chez les *Bellicositermes*, et probablement chez tous les *Macrotermitinæ*, la ponte se fait sans arrêt et sur le même rythme pendant de longues années (1).

De nombreux ouvriers se pressent, constamment, au voisinage de la reine et lui font offrande de salive. Le contenu intestinal des diverses reines que nous avons autopsiées s'est montré invariablement fait d'un liquide hyalin : les seuls corps figurés observés étaient les boules de sécrétion dont il a été question dans les pages précédentes.

De l'anus sourd, presque sans arrêt, un liquide hyalin ou légèrement laiteux dont les ouvriers sont extrêmement friands (Pl. XI). J'ai vu des

(1) Une reine d'*Odontotermes sudanensis*, longue de 120 millimètres et large de 27 millimètres, pondait de 15 à 20 œufs par minute.

ouvriers se précipiter, ou mieux se ruer sur l'anus de la reine dès qu'y perlait une goutte de liquide et lécher avec frénésie l'extrémité postérieure du corps. Le liquide anal s'écoule sur les œufs qui sont enlevés par les ouvriers soit un par un, dès qu'ils apparaissent à la vulve, soit par petits paquets Pl. XI). On pourrait donc dire que deux équipes, dont les membres se renouvellent sans cesse, se tiennent aux extrémités opposées de la reine : l'une lui apportant de la nourriture et la gavant, l'autre buvant le liquide anal et recevant les œufs. En vérité, un tel tableau serait incomplet. Beaucoup d'ouvriers, une centaine, peut-être plus, s'insinuent entre la masse molle, fluctuante de l'abdomen de la reine et le plancher de la loge, à la manière d'un coin, et se poussent de toutes leurs forces. Ils se placent côte à côte, la tête tournée vers l'intérieur. La figure 35, exécutée d'après un croquis fait à main levée, représente fidèlement la scène. Parfois les ouvriers, serrés les uns contre les autres, forment une frange vivante autour du «ventre» de la reine. Certains ouvriers, au prix de grands efforts, parviennent

Fig. 35. — Vue par en dessous du couple royal de *Bellicositermes natalensis* et de ses soigneurs dans la loge royale d'un nid expérimental. Le plancher de la loge est en verre.

à se glisser tout entiers entre la reine et le plancher. Tous ceux qui s'insinuent sous la reine agitent presque sans arrêt leurs pièces buccales, les mandibules en particulier, mais n'avalent rien. La face ventrale de l'abdomen royal est parfaitement sèche, et l'examen effectué à la loupe binoculaire n'a révélé la présence d'aucun exsudat. Je dois ajouter que les ouvriers situés à quelque distance de la reine témoignent, eux aussi, d'une excitation qui se traduit par l'agitation continuelle des pièces buccales.

La tendance des ouvriers à se glisser sous la reine n'avait pas été décrite jusqu'ici. Il est vrai que personne n'avait vu ce qui se passe *normalement* dans la loge royale. A ce propos, nous ne pouvons que répéter ce que nous écrivions en 1937 concernant les observations et les dessins d'Escherich ; ils se rapportent à des phénomènes anormaux (réactions de défense et d'effroi) provoqués par l'ouverture brutale de la termitière.

Les ouvriers, loin de la reine, ne manifestent pas de thigmotactisme notable. D'autre part, nous avons la certitude que, sous l'abdomen de la reine, ils ne lèchent rien (leur position écrasée rendrait d'ailleurs le léchage impraticable). Il faut donc attribuer leur extraordinaire réaction soit à une odeur particulièrement attractive, soit au contact, mou et fluctuant, de l'abdomen lui-même.

Le roi n'exerce pas, à beaucoup près, une attraction aussi vive sur les ouvriers qui, pour la plupart, circulent sans se soucier de lui. Toutefois, on en observe qui se placent au contact de sa bouche et lui apportent de la nourriture. Le mâle se tient souvent contre les flancs de son énorme et difforme compagne (Pl. XI et XII). Nous n'avons pas assisté au coït.

Quelques larves de tous âges demeurent dans la loge royale. Les œufs sont pris par les ouvriers et transportés sur les meules à Champignons. Tout comme les larves, ils sont fréquemment léchés et déplacés. On les trouve rarement deux jours de suite au même endroit. A propos des « activités vides » des ouvriers, nous avons déjà fait allusion à ces incessants déplacements qui sont d'une pratique courante pour tous les Termites.

Une seule fois, dans les cellules royales de *Bellicositermes natalensis*, nous avons trouvé un grand soldat (1). Les orifices qui, sur les côtés, font communiquer la loge avec l'extérieur sont trop étroits pour laisser passer l'énorme tête des grands soldats. Seuls, les petits se mêlent à la foule qui circule autour du couple royal. Il n'en est pas de même chez les *Acanthotermes*, où j'ai pris toutes les catégories de soldats dans la loge royale ; la même constatation s'applique aux *Odontotermes*. Dans certaines cellules royales de *B. natalensis*, il m'est arrivé de ne trouver *aucun* soldat, même la cellule étant très grande (par exemple 20 × 29 centimètres de dimensions extérieures).

Nous renvoyons le lecteur à notre mémoire de 1937 pour le « carrousel » se déroulant autour de la reine. Nous confirmons qu'il se produit en cas d'agitation, aussi bien en présence qu'en absence de la reine (Voir pl. XII). J'ai pu l'observer tout à mon aise dans les nids artificiels. Le brusque

(1) Peut-être élevé dans la loge royale.

éclairage par une lampe électrique de poche affole les Termites, qui décrivent, à la queue leuleu, des circuits compliqués. Les termitophiles du genre *Termitobia* s'incorporent à la bande et décrivent les mêmes trajets que les ouvriers.

Je crois avoir trouvé l'explication du carrousel. Quand la tête d'une colonne en marche, par la rencontre d'un obstacle ou par la forme circulaire du lieu (Pl. XII), arrive au contact de la queue de la même colonne, la bande réalise un anneau fermé qui tourne, indéfiniment, sur lui-même. L'observation directe de la formation des « anneaux » pérégrinants est aisée. Notre explication s'appuie sur d'autres faits tels que celui-ci : un premier carrousel se déroule autour d'une reine et tourne dans le sens des aiguilles d'une montre ; l'apport d'un nouveau contingent d'ouvriers provoque la constitution d'une deuxième colonne qui se forme en carrousel, circule en dehors du premier et en sens inverse des aiguilles d'une montre. Les deux courants inverses se rencontrant accidentellement ne se mélangent pas. Les deux rondes se continuent selon leurs propres sens.

II. — Les ouvriers et le couvain. Comportement des soldats. Tolérance à l'égard d'individus provenant d'un autre nid.

Le léchage tient une grande place dans la vie des Termites. Dans les élavages expérimentaux de *Bellicositermes natalensis*, j'ai vu bien souvent les ouvriers léchant les larves avec le plus grand soin : tête, thorax et abdomen sont méticuleusement frottés avec l'hypopharynx et les pièces buccales, tandis qu'antennes et pattes sont passées entre les mandibules et minutieusement nettoyées ou sucées.

Entre eux, les ouvriers pratiquent *très* fréquemment le léchage et semblent y prendre un « plaisir extrême ». L'individu léché se prête avec complaisance à l'opération, s'immobilise... J'en ai vu se couchant sur le côté et se faisant lécher les pattes. Non rarement, au premier lécheur s'en adjoint un deuxième et parfois même un troisième. Toutes les parties du corps sont soigneusement frottées (1).

Au cours de l'opération, presque toujours, s'effectue un échange d'aliment stomodéal. Les deux individus se placent bouche à bouche : l'un écarte les mandibules, tandis que l'autre lui instille une goutte de liquide, parfois très grosse. L'opération dure une vingtaine de secondes, parfois un peu plus. Le gavage des larves se fait de la même manière. Nous avons déjà décrit et figuré le gavage des soldats (1939).

Les larves sont fréquemment changées de place. Ainsi, dans un de nos nids artificiels, muni d'une seule meule à Champignons, nous notons qu'un matin toutes les larves sont à la surface supérieure de la meule. Quelques

(1) Parmi les termitophiles, il en est de « strigilateurs » (Voir Grassé et Poisson pour le *Termitodiscus*), dont les « caresses » et frottements sont tolérés sinon provoqués par les Termites eux-mêmes.

heures plus tard, toutes ont été transportées dans la profondeur des vallées et des puits. Mais, le jour suivant, elles se retrouvent en surface.

Les ouvriers se saisissent des larves entre leurs mandibules, les prennent par les segments thoraciques et les portent avec aisance, un peu à la manière d'une chatte transportant un de ses petits. Par elles-mêmes, les larves se déplacent peu. Les jeunes n'abandonnent pour ainsi dire pas leur substrat ; mais les âgées le quittent à l'occasion d'un trouble tel que l'ouverture de la termitière.

Chez *Protermes minutus*, où le couvain se tient exclusivement sur les meules à Champignons, j'ai constaté que, souvent (il ne s'agit point d'une règle générale), toutes les larves reposant sur une même meule sont à peu près au même stade de développement. D'ordinaire, les plus jeunes larves sont entassées sur les meules proches de la cellule royale. Les œufs emplissent les cavités des meules qui se situent immédiatement au-dessus et au-dessous de la cellule royale.

Cette répartition du couvain et des œufs est la conséquence des transports auxquels nous avons fait allusion dans les lignes qui précèdent.

***

Dans nos publications de 1937 et 1939, nous avons fait connaître les principales particularités des soldats. Le comportement de cette caste est caractérisé par une agressivité généralement considérable. A l'ouverture d'un nid de *Bellicositermes*, d'*Odontotermes*, d'*Anacanthotermes*, les soldats se portent en foule au point attaqué. Furieux, ils se précipitent sur l'assaillant. Ceux du *B. bellicosus* franchissent d'un seul bond 4 à 5 centimètres. Lorsque les soldats se subdivisent en catégories, ce sont les grands individus (*Bellicositermes*) qui vont à la rencontre des assaillants ; les petits demeurent dans le nid ou s'enfuient, dans la périécie, en compagnie des ouvriers (Cf. Grassé, 1939).

Les réactions des soldats, lors d'une attaque du nid soit par l'homme, soit par des Fourmis (1), sont si violentes que souvent il s'ensuit des méprises : ils mordent les ouvriers, leurs propres semblables et même la reine. On a dit que les Termites étaient si friands des sécrétions de leur reine qu'ils n'hésitaient pas à la blesser pour boire les humeurs s'écoulant de la blessure ; nous n'avons pas observé de telles pratiques sanguinaires, mais nous avons vu, au moment de l'ouverture de la loge royale, de petits soldats de *B. natalensis* donnant un violent coup de mandibules à la reine et la blessant assez pour qu'une goutte de sang vienne sourdre à l'extérieur.

L'attitude des soldats alertés est celle de l'affût : l'Insecte est tapis contre son support, prêt à bondir.

Tout en mordant, le soldat vide sa glande frontale, qui donne un liquide

(1) Les Termites se défendent plutôt mal contre les Fourmis, qui, invariablement, gagnent toutes les batailles qu'elles leur livrent. Les Fourmis-cadavres, *Paltothyreus* et *Megaponera*, spécialistes des attaques contre les Termites dont elles se nourrissent, attaquent hardiment même les formidables soldats des *Bellicositermes* (Voir Pl. XIII).

hyalin dans la plupart des espèces, mais légèrement laiteux chez *Odontotermes sudanensis*, *Protermes minutus*, et rejette de la salive (salive brunâtre des *Bellicositermes*, hyaline et visqueuse des *Pseudacanthotermes*. Voir Grassé, 1937).

***

Les *Macrotermitinæ* mis en présence d'individus de la même espèce qu'eux, mais appartenant à une autre colonie, ne manifestent pas l'attitude hostile que prennent les Fourmis placées dans des circonstances analogues.

Nous avons procédé à certaines expériences qui montrent la tolérance des Termites à l'égard de leurs semblables.

Dans un nid artificiel de *B. natalensis*, dont la reine vient de mourir, j'introduis une nouvelle femelle de taille sensiblement égale. Elle est acceptée d'emblée, sans aucune réaction hostile de la part des habitants du nid. Comme pour procéder à la substitution, j'avais dû ouvrir la cellule royale, j'ai pu voir, pendant que les ouvriers s'empressaient de fermer le toit endommagé, des équipes s'affairer auprès de la nouvelle reine, qui exerçait sur eux la même attirance que l'ancienne.

Voici une autre expérience plus suggestive encore. Deux jeunes reines (l'une de 5 centimètres environ pouvant encore marcher mais lentement) de *B. natalensis* sont introduites dans un même nid expérimental, au moment de sa création, avec des ouvriers provenant de leurs termitières respectives. La plus petite s'éloigne de sa compagne. Les ouvriers s'affairent également autour des deux pondeuses et se mettent à l'ouvrage pour les enfermer dans une cellule d'argile. Les deux loges sont achevées à peu près en même temps ; elles sont unies par un long couloir, et les ouvriers de l'une passent dans l'autre et *vice versa*.

Le mélange des individus provenant de termitières différentes s'opère sans trouble apparent notable et sans bataille.

III. — Particularités physiologiques de la reine.

1. — L'exsudation chez « Odontermes sudanensis ».

La transformation, la métamorphose, serions-nous tenté de dire, que subit en vieillissant l'abdomen de la reine, si elle a beaucoup frappé l'attention des biologistes, n'a cependant pas suscité de nombreuses recherches.

Pour donner une idée de l'augmentation de volume subie par l'Insecte, disons qu'une femelle de *B. natalensis*, qui, lors de la fondation du nid, n'avait qu'un volume de $0^{cc},2 \pm 1$ en a un de 25 centimètres cubes quand la termitière atteint 3 mètres de haut. Cette croissance, qui porte exclusivement sur l'abdomen, a eu pour effet de multiplier par 125 la masse initiale de l'animal. Elle se fait par l'extension des téguments non sclérifiés de l'insecte ailé. Les sternites et les tergites demeurent inchangés et appa-

raissent comme de petites plaques se succédant de distance en distance, respectivement le long des lignes médio-ventrale et médio-dorsale.

Les grosses reines des *Bellicositermes* (plus de 100 millimètres de long) sont de couleur vieil ivoire passant par endroits, surtout dorsalement, au brunâtre. Les téguments sont plus ou moins translucides et laissent deviner les viscères. Ceux des *Odontotermes* (*O. sudanensis*) sont plus jaunâtres, moins translucides et mouchetés de minuscules taches brunâtres correspondant (?) en partie à celles, élargies, que portait l'insecte ailé.

Les reines de *Bellicositermes*, de *Protermes*, d'*Acanthotermes* que nous avons observées rejettent, par l'anus, en abondance, un liquide hyalin ou louche ; mais leurs téguments demeurent constamment secs, si on évite que les liquides anal et vulvaire ne s'écoulent sur la face ventrale de l'animal. C'est un fait dont nous nous sommes assuré à plusieurs reprises.

Mais notre surprise fut grande lorsque nous observâmes que la grosse reine de l'*Odontotermes sudanensis* se comportait tout autrement. En effet, les téguments abdominaux de cette femelle laissaient sourdre (en permanence) des gouttelettes de liquide parfaitement visibles à la loupe ou même à l'œil nu. Pour éliminer toute cause d'erreur, la reine fut couchée sur le côté, sur une plaque d'opaline noire, l'anus et la vulve soigneusement recouverts de papier-filtre, pour absorber les humeurs s'écoulant de ces orifices. Au bout d'une dizaine de minutes, l'Insecte était enlevé. On constatait alors que la place qu'il venait de quitter était recouverte de gouttelettes d'un liquide qui, en se desséchant, laissait une trace mate. Ces gouttelettes apparaissaient sur les téguments blancs et non au niveau des sclérites.

Nous avons essayé de découvrir le mécanisme de cette exsudation ; nous nous garderons bien de dire que notre entreprise a été couronnée de succès. L'extension de l'hypoderme se fait par étirement et multiplication cellulaires, sans différenciation de glandes, car les téguments de la reine d'*Odontotermes sudanensis* (et aussi de *Bellicositermes*) ne montrent quelques glandes qu'au niveau des surfaces sclérifiées qui, pendant la croissance de l'abdomen, ne changent pas de taille.

Les téguments abdominaux de la reine d'*O. sudanensis* sont mouchetés d'une infinité de minuscules taches brunâtres (jaune d'ocre à un fort grossissement) qui correspondent à de petites bosses au sommet desquelles se trouve un petit poil articulé. A partir du sommet comme centre rayonnent de minces plis cuticulaires au-dessous desquels sont disposés des blocs de pigment jaune ocracé.

Disons encore que la cuticule chitineuse qui, en dehors des sclérites, revêt l'hypoderme abdominal est d'épaisseur très variable. Si, en moyenne, elle a une quarantaine de μ d'épaisseur, en beaucoup d'endroits elle tombe à 17 et même 15 μ. L'épicuticule est très mince, environ 1 μ.5. La distinction entre exocuticule et endocuticule est impossible à faire (1). La chi-

(1) Signalons au passage que la cuticule (endo, exo et épicuticule) des larves de *Macrotermitinæ* est d'une extrême minceur : 2 μ.5 en moyenne (et parfois moins). Cette particularité explique la nécessité absolue pour le couvain d'être maintenu dans une atmosphère riche en vapeur d'eau.

tine, dont les strates successifs se voient fort bien, forme entre l'épicuticule et l'hypoderme une couche qui se colore uniformément. Cette structure est celle des *zones articulaires* telle qu'on l'observe chez la plupart des Insectes. L'exocuticule, zone durcie de la chitine, a disparu ; ce qui explique la souplesse et l'élasticité des téguments abdominaux de la reine. Les zones les plus minces de la cuticule coiffent des sortes de minuscules évaginations de l'hémocèle ; nous avons vu dans certaines des brides musculaires allant d'une lèvre à une autre de l'ouverture interne de l'évagination. La signification de ces formations, si elles en ont une, nous échappe.

Nulle part nous n'avons observé de pores « cœlomiques », comme il en a été décrit chez quelques Insectes présentant le phénomène de la saignée réflexe.

Nous ne sommes pourtant point disposé à admettre que les téguments, bien que continus, laissent passer le plasma sanguin. Sans doute la chitine pure est-elle perméable à l'eau (cas de la membrane péritrophique, de l'intima de l'intestin postérieur), mais l'épicuticule, bien développée chez la reine, s'oppose à un passage rapide de l'eau et, dans ces conditions, on ne comprend plus la formation des gouttelettes.

Nous suggérons une tout autre explication : le sang sortirait, au sommet des petites bosses tégumentaires, de l'orifice produit par la chute du poil apical. Les contractions des muscles pariétaux situés au niveau des bosses favoriseraient l'hémorragie. Cette explication, dont je ne puis fournir la preuve, a pour elle le fait que, sur les téguments de reines conservées dans des liquides fixateurs, les poils apicaux de nombreuses bosses étaient effectivement tombés, mais encore faudrait-il être sûr que le sang coagulé ne bouche pas l'orifice. Il serait toutefois possible que la reine, très excitée par les conditions anormales où elle est placée et contractant violemment ses parois abdominales, fasse sauter les bouchons de sang coagulé et provoque les hémorragies (1).

2. — *Les contractions péristaltiques.*

L'abdomen des grosses reines de *Bellicositermes*, *Odontotermes*, *Protermes*, *Acanthotermes*... est animé de mouvements péristaltiques inces-

(1) Il nous paraît inutile de discuter longuement la théorie de l'exsudation telle que l'a présentée N. Holmgren (1909). Cet auteur, fortement impressionné par les idées de Wasmann, s'est efforcé de trouver, dans les Termites, des appareils exsudatoires dont les sécrétions alléchantes seraient la principale cause des rapports amicaux et sociaux existant entre les membres d'une communauté. En réalité, les Termites n'ont que deux glandes tégumentaires pluricellulaires, la frontale et la ventrale (5e sternite), et la première n'existe pas chez tous. Le tissu « adipeux royal », qui se forme chez les sexués fonctionnels, *ne communique nullement* avec l'extérieur et ne peut avoir un rôle direct dans la prétendue exsudation. Pour terminer, disons que les Isoptères n'ont pas de trichomes. Leurs poils sont du type le plus banal et ne rappellent en rien les dispositifs exsudatoires des Myrmécophiles et de certains Termitophiles (adénotriches des *Troctontus* par exemple).

sants et souvent très violents. Ils ne se produisent pas tout le long de l'abdomen, mais seulement au niveau de certains segments ; ils sont dus à la contraction des muscles, qui doublent intérieurement l'hypoderme.

Ces mouvements péristaltiques ont pour effet de brasser sans arrêt la masse sanguine, qui est très importante. Qu'on en juge : une reine de *B. natalensis* longue de 123 millimètres, large de 35 millimètres, m'a donné 17 centimètres cubes de sang ! Le tissu adipeux est relativement beaucoup moins abondant que chez les ouvriers, les soldats et les larves. C'est l'abondance du sang qui rend la masse abdominale flasque et fluctuante.

Dans le brassage du sang, le péristaltisme des parois a un rôle beaucoup plus actif que le tube cardiaque, dont le débit est très faible pour deux raisons, à savoir le petit volume de l'organe et la lenteur du rythme des contractions cardiaques. On voit les globules ou plus exactement des amas (?) de globules brassés dans le péricarde sous l'effet du péristaltisme des parois. Le cœur assure, semble-t-il, surtout la circulation dans la tête et les premiers segments thoraciques. Les téguments dorsaux de la reine laissent voir le cœur par transparence.

Les mouvements péristaltiques des parois abdominales sont indépendants de l'expulsion des œufs. En effet, j'ai pu observer directement les contractions de l'oviducte au cours de la ponte.

ADDENDA

I. — Il arrive que l'agrandissement de la termitière ne soit précédé d'aucune démolition, ni même d'aucun remaniement intérieur. Tel est le cas de l'élévation de ses « cheminées » par le *Protermes minutus*.

Les ouvriers sur le bord des « cratères » ouvrent de nombreux orifices qui font communiquer l'endoécie avec l'extérieur. Ils érigent alors sur le bord même une bâtisse alvéolaire très délicate, qu'ils revêtent par la suite d'une mince « écorce » de terre. Ce travail est effectué nuitamment. Au matin, les *Protermes* regagnent leur nid en ayant soin d'obturer les orifices qu'ils avaient précédemment percés. Le remplissage des alvéoles et l'établissement des larges galeries faisant communiquer l'annexe avec les parties anciennes sont exécutés plus tard.

II. — J'ai observé dans les « cratères » du *Protermes minutus* des centaines d'orifices, larges, en moyenne, de 2 millimètres. Sans doute avaient-ils livré passage aux ailés quittant le nid. Un examen *extrêmement* minutieux m'a appris que tous étaient fermés soit en surface, soit à quelques millimètres de profondeur. L'endoécie reste donc toujours isolée de l'air extérieur.

III. — Les *Bellicositermes* ont une tendance naturelle à construire des piliers ou des sortes de stalactites. Ne voit-on pas, en effet, çà et là, dans

le fouillis des cloisons de l'habitacle, des sortes de petits cônes pendant à divers niveaux, mais surtout fréquents vers la périphérie.

IV. — N. Holmgren (1912) classe l'*Odontotermes redemanni* dans le sous-genre *Cyclotermes*. Si cette manière de faire est exacte, et il n'y a pas de raison d'en douter, les différentes espèces du sous-genre *Cyclotermes* seraient capables de construire des nids d'architecture bien différente. En conséquence, le troisième type de nid des *Odontotermes* (Voir p. 153, *Ann. Sc. Nat.*, 1944) devra se nommer : type *Cyclotermes hainanensis*.

APPENDICE SYSTÉMATIQUE

Odontotermes (*Cyclotermes*) *erraticus*, n. sp.

Soldat (fig. 36). — Une seule sorte. Tête variant du jaune légèrement ocreux au châtain clair. Mandibules noires sauf à la base. Les côtés de la tête convergent nettement vers l'avant. Antennes de 16 articles : art. II légèrement plus long que III ; art. III nettement plus long que IV (dans le rapport de 8 à 5), V plus long que VI (dans le rapport de 5 à 7) ; art. XVI exactement le double de V. Les mandibules sont plutôt étroites ; vues de profil, elles apparaissent fortement recourbées vers le haut. La droite n'a pas de dent sur son bord interne ; la gauche n'en a qu'une (située à $0^{mm},37$ de la pointe dans une mandibule de $1^{mm},07$). Ce caractère permet de classer cette nouvelle espèce dans le sous-genre *Cyclotermes* Holmg. — Labre presque deux fois plus long que large. La taille des soldats recueillis par nous varie peu. Tous provenaient de colonies anciennes et populeuses.

Tête : longueur prise de la base du labre à l'apex : $1^{mm},72$ à $1^{mm},80$; largeur, $1^{mm},27$ à $1^{mm},31$.

Mandibule gauche : $1^{mm},08$ à $1^{mm},12$; longueur du labre : $0^{mm},36$; longueur totale moyenne de la tête, mandibules comprises : $2^{mm},6$.

Thorax : largeurs moyennes du pronotum : $0^{mm},94$; du mésonotum : $0^{mm},82$; du métanotum : 1 millimètre.

Longueur totale moyenne du soldat : $6^{mm},8$.

Ouvriers. — Deux sortes d'ouvriers différant par la taille. Grand ouvrier : longueur moyenne de la tête prise de la *pointe* du labre à l'occiput : $1^{mm},76$, largeur $1^{mm},50$. Dans les deux catégories, 17 articles antennaires.

Odontotermes (*Cyclotermes*) *erraticus* ressemble par ses dimensions à *Odontotermes classicus* Sjöst. de l'Érythrée, mais les longueurs relatives des articles antennaires du soldat ne sont pas les mêmes. Plusieurs détails de structure et aussi la présence chez *O. classicus* de deux sortes de soldats permettent de séparer l'*Odontotermes* de l'Aïr de celui de l'Érythrée.

Répartition géographique : sud du Sahara, Aïr, Niger. Le type a été pris à Irreoualem, près d'Agadès (Niger). Ce Termite est extrêmement commun dans ces pays. Il l'est encore aux alentours du puits d'Aderbissinat.

Odontotermes sudanensis var. nov. *acutidens*.

Cette variété diffère du type, tel que Sjöstedt (1925) le décrit, par certains caractères du soldat : les mandibules n'ont pas exactement le même galbe, elles sont plus

grêles, la pointe de la gauche est plus mince, plus déliée. Le pronotum est nettement plus long. Les dimensions générales de la tête se placent au-dessous de celles du type : longueur avec mandibules : $2^{mm},66$; largeur : $1^{mm},4$. Ce Termite s'apparente aussi à

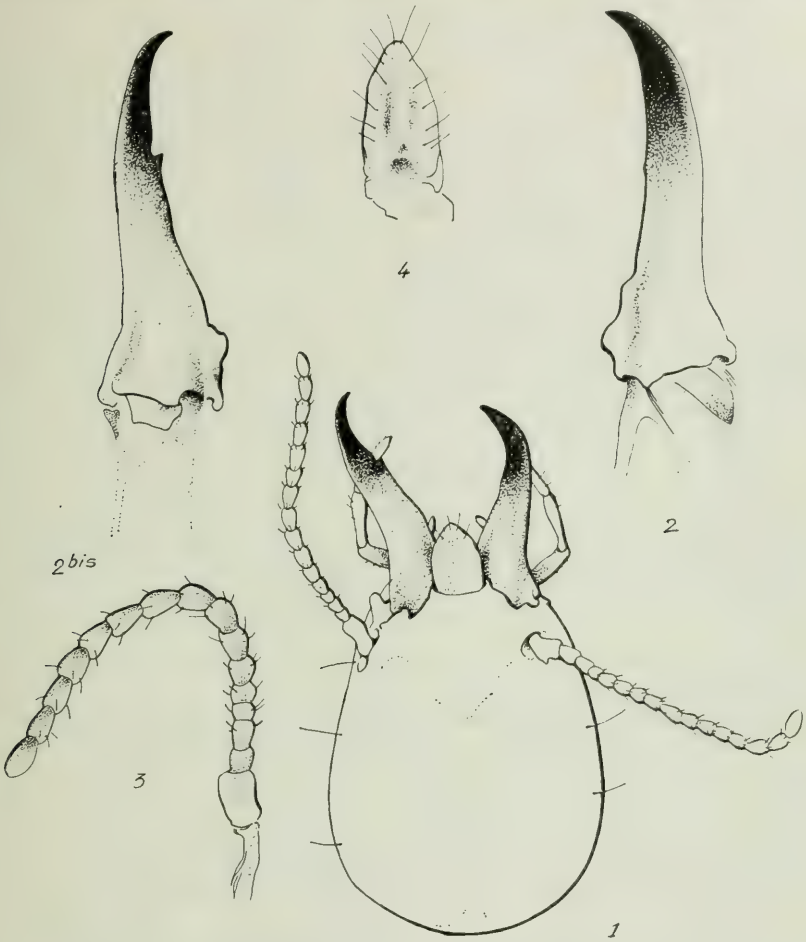


Fig. 36. — *Odontotermes* (*Cyclotermes*) *erraticus* n. sp. Soldat. — 1, tête vue dorsale ; 2, mandibule droite ; 2 *bis*, mandibule gauche ; 3, antenne ; 4, labre.

Odontotermes congoensis Sjöstedt, lequel ne se sépare pas clairement de *O. sudanensis*, sinon par les dimensions plus petites de son soldat (tête : longueur avec mandibules : $2^{mm},60$, $2^{mm},80$; largeur : $1^{mm},30$, $1^{mm},40$).

Répartition géographique : Le type de cette variété a été pris dans une grande termitière de Kouibli (40 km. à l'est de Man).

AUTEURS CITÉS

1927. Bathellier (J.). — Contributions à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine (*Faune des Colonies françaises*, vol. I, p. 121-365).

1913. Béquaert (J.). — Notes biologiques sur quelques Fourmis et Termites du Congo belge (*Rev. Zool. Afric. Bruxelles*, vol. II, p. 369-431).

1921. Bottomley (A. M.) et Fuller. — The fungus food of certain Termites (*South Afri. Jl. Nat. Hist.*, vol. III, p. 139-144 et p. 223).

1912. Bugnion (E.). — Anatomie de la reine et du roi Termite (en collab. avec N. Popoff) (*Mém. Soc. Zool. Fr.*, p. 210-232).

1914. Bugnion (E.). — La biologie des Termites de Ceylan (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, n° 4, p. 170-204).

1934. Cook (S. F.) et Scott (K. G.). — The nutrional requirements of *Zootermopsis* (*Termopsis*) *angusticollis* (*J. cell. comp. Phys.*, vol. IV, p. 95-110).

1905. Desneux (J.). — Variétés termitologiques (*Ann. Soc. Ent. Belgique*, t. XLIX, p. 335-360).

1905. Doflein (F.). — Die Pilzkulturen der Termiten (*Verh. deutsch. zool. Ges.*, vol. XV, p. 140-149).

1906-1907. Doflein (F.). — Termites truffles (*Spolia Zeylanica*, vol. III, p. 203-209).

1928. Emerson (A. E.). — Termites of the Belgian Congo and the Cameroun (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N.-Y.*, vol. LVII, p. 401-574).

1937. Emerson (A. E.). — Termite architecture (*Natural history*, vol. XXXIX, p. 241-248).

1909. Escherich (K.). — Die Termiten oder weissen Ameisen (Leipzig, Werner Klinkhardt, éditeur).

1911. Escherich (K.). — Termitenleben auf Ceylan (Jena, G. Fischer, édit.).

1915. Fuller (C.). — Observations on some south african Termites (*Ann. of Natal Mus.*, vol. III, part. 2, p. 329-504).

1921-1922. Fuller (C.). — The Termites of South Africa (*S. Afri. Jl. Nat. Hist. Pretoria*, vol. III, p. 14-52, p. 70-131).

1938. Ghidini (G. M.). — La presumibile funzione delle spugne legnose nei nidi dei Metatermitidi (*Rivista Biol. coloniale*, vol. I, p. 261-267).

1940. Goetsch (W.). — Vergleichende Biologie der Insektenstaaten (Leipzig, Becker et Erler, édit.).

1937. Grassé (P.-P.). — Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique Occidentale française, Première partie (*Ann. Soc. Ent. France*, t. CVI, p. 1-100).

1939. Grassé (P.-P.). — Comportement et particularités physiologiques des soldats de Termites (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. LXIV, p. 251-262).

1939. Grassé (P.-P.). — La reconstruction du nid et le travail collectif chez les Termites supérieurs (*Journal de Psychologie*, p. 370-396) (paru en 1940).

1942. Grassé (P.-P.). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. Biolog. France et Belgique*, t. LXXVI, p. 347-382).

1940. Grassé (P.-P.) et Poisson (R.). — Recherches sur les Insectes termitophiles. I. Une nouvelle espèce de *Termitodiscus* (Col. *staphylinidæ*) et son éthologie (*Bull. Soc. Ent. France*, vol. XLV, p. 82-90).

1927. Harms (J. W.). — Koloniegrundung bei *Macrotermes gilvus* Hag. (*Zool. Anz.*) vol. LXXIV, p. 221-226).

1898. Haviland (G. D.). — Observations on Termites, with descriptions of new species (*Journ. Lin. Soc. London*, vol. XXVI, p. 358-492).

1922. Hegh (E.). — Les Termites, partie générale (Bruxelles, 756 pages, 460 fig.).
1940. Heim (R.). — Études descriptives et expérimentales sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale (*Mém. Ac. Sc. Institut France*, vol. LXIV, p. 1-74).
1942. Heim (Roger). — Nouvelles études descriptives sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale (*Arch. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, t. XVIII, p. 107-166).
1942. Heim (Roger). — Les Champignons des Termitières. Nouveaux aspects d'un problème de biologie et de systématique générales (*Revue scientifique Paris*, vol. LXXX, fasc. 2, p. 69-86).
1933. Hendee (E. C.). — The association of the Termites, *Kalotermes minor*, *Reticulitermes hesperus* and *Zootermopsis angusticollis* with fungi (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, vol. XXXIX, p. 11-133).
1935. Hendee (E. C.). — The role of fungi in the diet of the common damp-wood Termite, *Zootermopsis angusticollis* (*Hilgardia, Journal of Agricultural Science*, University of California, vol. IX, nº 10).
1909. Holmgren (N.). — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen (*Kungl. Svenska Vetenskapakad. Handlingar*, t. XLIV, p. 1-215).
1911. Holmgren (N.). — Termitenstudien. 2, Systematik der Termiten. Die Familien *Mastotermitidæ*, *Protermitidæ* und *Mesotermitidæ* (*Ibid.*, t. XLVI, p. 1-86).
1912. Holmgren (N.). — Termitenstudien. 3, Systematik der Termiten. Die Familie *Metatermitidæ* (*Ibid.*, t. XLVIII, p. 1-166).
1941. Hungate (R. E.). — Experiments on the nitrogen economy of Termites (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, Columbus, vol. XXXIV, p. 467-489).
1944. Hungate (R. E.). — Termite growth and nitrogen utilization in Laboratory cultures (*Proceed. and transaction of Texas Acad. of Sc.*, vol. XXVII, p. 91-98).
1934. Kemner (N. A.). — Systematische und biologische Studien über die Termiten Javas und Celebes (*Kungl. svenska Vetensk. Handlingar.*, 3e sér., t. XIII, p. 1-241).
1906. Petch (T.). — The fungi of certain Termite nests (*T. redemanni* Wasm. and *T. obscuriceps* Wasm.) (*Ann. of the R. Botanic Gardens*, Peradeniya, vol. III, p. 185-270).
1913. Petch (T.). — Termite fungi, résumé (*Ibid.*, vol. V, p. 303-341).
1925. Rösch (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I, Tätigkeiten im normalen Bienenstaat und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen (*Zeits. f. vergl. Physiol.*, vol. II).
1930. Rösch (G. A.). — II, Die Tätigkeiten der Arbeitsbiene unter experimentell veränderten Bedingungen (*Ibid.*, vol. XII).
1914. Silvestri (F.). — Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e termitofili dell' Africa occidentale. I, Termitidi (*Boll. Lab. zoo. Portici*, vol. IX, p. 287-346).
1896. Sjöstedt (Y.). — *Termes Lilljeborgi*, eine neue wahrscheinlich pilzanbauende Tagtermite aus Kamerun (*Festkrift för Lilljeborg*, p. 267-280).
1900. Sjöstedt (Y.). — Monographie der Termiten Afrikas (*Svenska Vet. Akad. Handl.*, vol. XXXIV, nº 4, 236 p.).
1914. Sjöstedt (Y.). — Termiten aus Madagaskar eingesammelt von Herrn Dr W. Kaudern 1911-1912 (*Arkiv. för Zoologi*, vol. VIII, nº 27).
1925. Sjöstedt (Y.). — Revision der Termiten Afrikas, 3e Monographie (*Kungl. Svenska Vetensk. Handlingar*, Stockholm, 3e série, vol. III).
1781. Smeathman (H.). — Some account of the Termites which are found in Africa and other hot climates (*Philo. trans. Roy. Soc. of London*, vol. LXXI, p. 139-192).
1904. Tragardh (I.). — Termiten aus dem Sudan (*Results Swed. Zool. Exped.*, Egypt, Pt. I, nº 1, 47 p.).
1909. Warren (E.). — Notes on the life histories of Natal Termites, based on the observations of the late M. G. D. Haviland (*Annals of the Natal Government Museum*, vol. II, part. I).
1935. Weyer (F.). — Epithelerneuergung im Mitteldarm der Termiten während der Häutung (*Zeitsch. f. Morph. u. Œkologie der Tiere*, t. XXX, p. 648-672).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XI

Cellule royale de *Bellicositermes natalensis* venant d'être ouverte. On aperçoit l'extrémité postérieure de la reine avec les œufs qu'enlèvent des ouvriers. Sur la gauche, le roi. (*Photo P.-P. Grassé.*)

PLANCHE XII

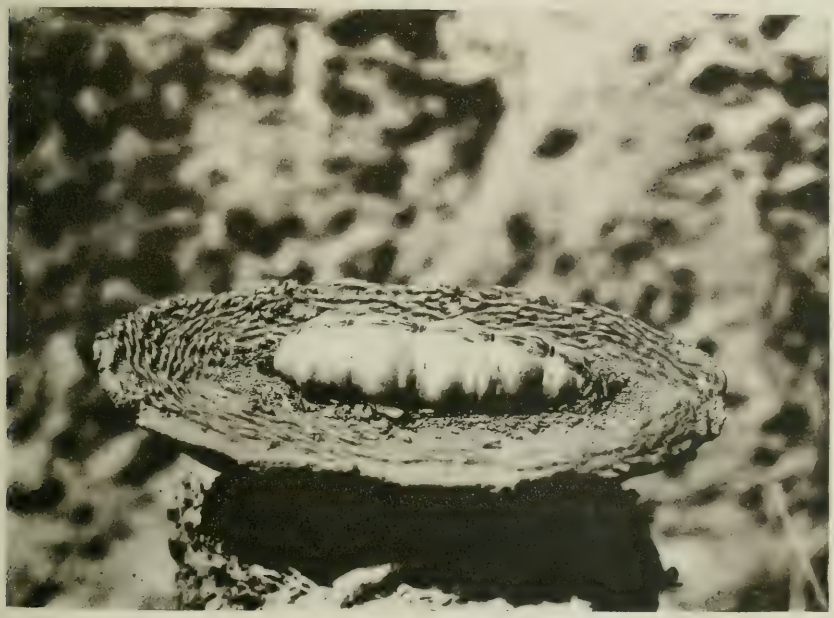
« Plancher » d'une loge royale de *Bellicositermes natalensis* avec ouvriers effectuant leur carrousel autour de la reine ; sur la photographie du bas, on aperçoit un groupe d'ouvriers retirant les œufs fraîchement pondus ; le roi est blotti sous le flanc gauche de la reine. (*Photos de Witte.*)

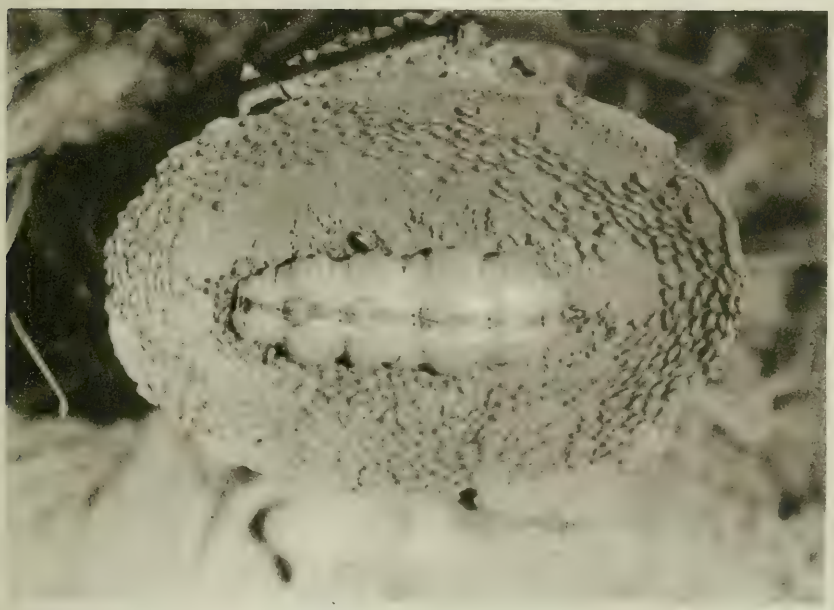
PLANCHE XIII

Fourmi-cadavre, *Paltothyreus tarsatus* F., emportant un grand soldat de *Bellicositermes natalensis* pris au cours d'une razzia. (*Photo P.-P. Grassé.*)

Termites champignonnistes

Masson et Cie





Termites champignonnistes

Masson et Cie

Termites champignonnistes

Masson et Cie

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 97

PREMIÈRE PARTIE. — **Architecture et construction des nids** 100

I. LES DIFFÉRENTS TYPES DE NIDS 100

A. — Les nids sans habitacle distinct 100

1. *Odontotermes* (*Cyclotermes*) *erraticus*, n. sp. 101
2. *Odontotermes soudanensis* var. nov. *acutidens* 102
3. *Protermes minutus* Grassé 104
4. *Microtermes hollandei* Grassé 108
5. *Microtermes chopardi*, n. sp. 109
6. *Ancistrotermes cavithorax* (Sjöst.) 111
7. *Ancistrotermes crucifer* (Sjöst.) 115

B. — Les nids à habitacle distinct 118

8. *Pseudacanthotermes spiniger* (Sjöst.) 118
9. *Acanthotermes acanthothorax* (Sjöst.) 120
10. *Bellicositermes natalensis* (Haviland) 123

a. Variations de la forme extérieure du nid, p. 123 ; *b*. Architecture du nid, p. 124 ; *c*. Développement du nid, p. 125.

11. *Bellicositermes bellicosus* (Smeath) 134

II. — AGRANDISSEMENT, RÉPARATION ET RECONSTRUCTION DU NID 136

III. — LES ACTIVITÉS VIDES 140

IV. — LA PRÉTENDUE VENTILATION DES NIDS. LE MICROCLIMAT DE LA TERMITIÈRE 145

V. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA NIDIFICATION DES « MACROTERMITINÆ » 151

DEUXIÈME PARTIE. — **Les aliments des Termites champignonnistes** 160

I. — RÉCOLTE DES ALIMENTS 160

II. — MEULES A CHAMPIGNONS 166

III. — CHAMPIGNONS DES MEULES 170

IV. — LA « CULTURE » DES CHAMPIGNONS 115-2

V. — LES CHAMPIGNONS DES MEULES ET L'ALIMENTATION DU COUVAIN 116-2

VI. — LA SIGNIFICATION DES MEULES 123-2

VII. — LA CONSTRUCTION DES MEULES 128-2

VIII. — LES AMAS DE SCIURE 129-2

IX. — LE CANNIBALISME 130-2

TROISIÈME PARTIE. — **Notes sur le comportement et la physiologie des « Macrotermitinæ »** 131-2

I. — RAPPORTS DES OUVRIERS ET DES SOLDATS AVEC LES SEXUÉS FONCTIONNELS 131-2

II. — LES OUVRIERS ET LE COUVAIN 134-2

III. — Particularités physiologiques de la reine 136-2
1. L'exsudation chez *Odontotermes sudanensis* 136-2
2. Les contractions péristaltiques 138-2
Addenda 139-2
Appendice systématique 140-2
Auteurs cités 142-2
Explication des planches 144-2

Les numéros des pages figurant dans la partie du mémoire publiée dans le volume VII *des Annales des Sciences Naturelles* sont suivis du chiffre 2.

RECHERCHES SUR LES FLAGELLÉS TERMITICOLES

LA STRUCTURE D'UNE HYPERMASTIGINE COMPLEXE *STAUROJOENINA CAULLERYI* GRAS. ET HOLL

Par Pierre-P. GRASSÉ et André HOLLANDE

Staurojoenina caulleryi a déjà fait de notre part l'objet d'une publication (1942), mais notre étude ne nous avait pas alors permis d'analyser la totalité des organites de ce Flagellé. Nous avons repris l'examen de nos préparations et nous sommes en mesure d'apporter quelques compléments à notre note préliminaire. Toutefois la structure de *Staurojoenina* est si compliquée que nous ne sommes pas sûrs d'en avoir découvert tous les éléments et compris tous les rapports.

Cette belle Hypermastigine vit dans la panse rectale du *Neotermes præcox* de l'île de Madère ; sans être rare, elle n'est jamais d'une grande abondance. Elle nous a paru différente des deux espèces décrites antérieurement, à savoir *Staurojoenina mirabilis* Grassi 1917, qui vit dans *Epicalotermes æthiopicus* Silv. habitant l'Érythrée, et *Staurojoenina assimilis* Kirby 1926 hôte de *Calotermes minor* Hag., habitant la Californie et l'Arizona. Kirby (1926) signale en outre une *Staurojoenina* sp., hôte du *Calotermes hubbardi* Banks, originaire de l'Arizona.

Les études de Grassi et de Kirby ne correspondent pas entièrement aux nôtres ; il est donc difficile d'indiquer les caractères propres à chacune des espèces décrites.

DESCRIPTION GÉNÉRALE

Orientation. — Conventionnellement, nous orientons les différentes parties de la *Staurojoenina* par rapport à un observateur qui se tiendrait à

l'intérieur de l'animalcule, suivant l'axe antéro-postérieur, la tête dirigée vers l'apex et qui regarderait vers l'extérieur.

Staurojoenina caulleryi a la forme d'une amphore pansue, au col flanqué de quatre lobes cytoplasmiques saillants (fig. 1 et 2, Pl. I)), qui alternent avec quatre aires flagellaires étroites, comprises entre l'apex et le noyau. A cette symétrie externe, tétraradiaire, correspond une organisation interne qui rappelle, à certains égards, celle d'un Métazoaire à symétrie radiaire : autour de l'axe longitudinal, se répètent des parties semblables, ou antimères. Le noyau (N) reste indivis et occupe une position axiale, à la base du col de l'amphore (fig. 1 et 2, Pl. I, Fig. I).

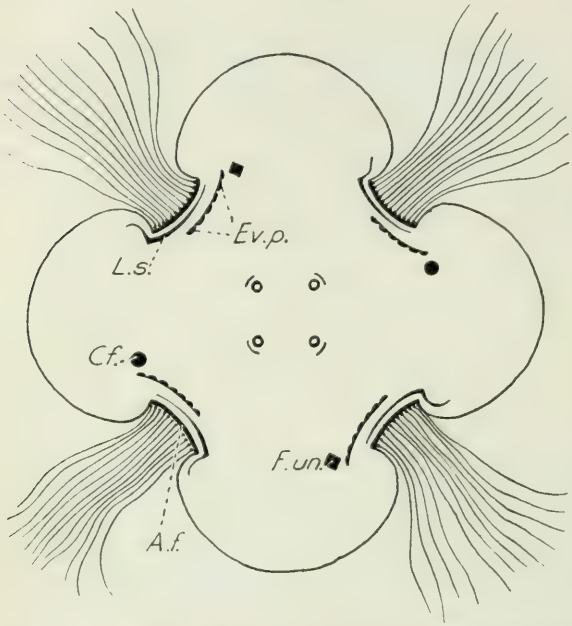


Fig. I. – Diagramme destiné à montrer les rapports existant entre les divers organites de *Staurojoenina*. — *Af.*, aire flagellaire ; *Cf.*, cténofilaments ; *Ev. p.*, éventail parabasal ; *F. un.*, filaments uncinés ; *L. s.*, lame serratulée. Au centre, les coupes des quatre tubules centrosomiens.

Chaque antimère a pour origine un centrosome axial (C) complexe, mais que, pour le moment, nous assimilerons à une baguette renflée en avant. Les quatre baguettes convergent vers le haut, arrivent au contact, ou presque, les unes des autres, à courte distance de l'apex. Vers l'arrière, elles s'écartent quelque peu, mais n'en délimitent pas moins un espace étroit, analogue au tube rostral d'une *Trichonympha*.

Chaque antimère donne naissance, à partir de son centrosome, à :

1° Une *aire flagellaire* ;

2° Un éventail de *lamelles parabasales*, s'étalant sur la droite de l'area flagellaire ;

3° Une *lame serratulée* renforcée par des *hamulies* et qui, sur la gauche, s'accole à la face profonde (— face convexe) de l'area flagellaire ;

4° Un système complexe, différent d'un antimère à l'autre, et qui correspond *pro parte* aux cténofilaments de Kirby. Nous y reconnaissons :

a. Les *cténofilaments vrais* ;

b. Les *cténofilaments uncinés* ;

5° Une ou deux *fibres antérieures*.

Staurojoenina caulleryi mesure de 150 à 170 μ de long sur 60 μ de large. Une trentaine de μ sépare l'apex du noyau.

Aire flagellaire.

Chaque aire flagellaire de forme allongée (longueur 30 μ), fortement arquée vers l'extérieur, repose au fond de la vallée qui sépare deux lobes cytoplasmiques consécutifs ; elle est creusée en gouttière à concavité extérieure et présente une légère torsion sénestre. Ses deux extrémités sont plus ou moins acuminées (Voir p. 153). Les grains basaux des flagelles, dans nos préparations, sont rarement mis en évidence ; les flagelles étant nombreux et serrés, le plan dans lequel se tiennent les blépharoplastes forme une plaque d'apparence continue, qui prend vivement l'éosine et la fuchsine acide. Il se peut aussi que les bases flagellaires soient engluées dans une substance visqueuse, ce qui aurait pour effet de donner une certaine consistance à l'aire flagellaire. Les flagelles mesurent environ 65 μ (fig. 1, 4 et 7, Pl. I et II).

Éventail parabasal.

Cette formation très curieuse se compose de 12 ou 14 lamelles étroites et inégalement longues, qui, toutes, convergent sur le centrosome de l'antimère correspondant et s'y rattachent par un tractus chromatique commun (fig. II). L'éventail parabasal se situe sur la droite et en arrière de l'area flagellaire (fig. 1, 3 et 5, Pl. I et II). Les lamelles sont d'autant plus grandes qu'elles se situent davantage sur la gauche de l'éventail, dont le sommet s'insère sur le centrosome. L'éventail, du fait du raccourcissement progressif des lamelles, a une forme particulière : son côté opposé au sommet ne décrit pas un arc de cercle, mais un segment d'hyperbole (fig. 3, Pl. I).

Les rapports de l'éventail avec l'area flagellaire sont malaisés à décrire. Les extrémités antérieures de toutes les lamelles passent sous l'area, qui les masque plus ou moins à l'observateur. Seules les extrémités postérieures des plus longues lamelles dépassent l'area et se montrent en faisceau divergent. Souvent, on ne sépare pas les lamelles parabasales de l'area flagellaire sus-jacente qui semble, alors, se prolonger, vers l'arrière et à l'intérieur du cytoplasme, par un pinceau de fibres chromatiques (Voir fig. 4 et 8, Pl. II).

Au contact de la face profonde de l'area flagellaire, les lamelles parabasales épousent la convexité de celle-ci mais ne s'imbriquent pas comme les lames de bois de la coque d'une barque, ainsi que nous l'avions cru.

Dans tous les individus que nous avons examinés, les lamelles parabasales sont divergentes, d'où notre expression d'éventail parabasal. Chaque lamelle se poursuit en arrière par un filament parabasal qui donne insertion à un corps parabasal.

Les lamelles parabasales sont d'une coloration difficile : dans la plupart des individus, on ne met en évidence que quelques-unes d'entre elles et

plus particulièrement leurs filaments. KIRBY croyait que la disposition en éventail correspondait à un artefact (dissociation du Flagellé au cours de la confection du frottis). Nous sommes d'un avis différent ; des sujets nullement altérés montrent la disposition en éventail et non en lame conti-

Fig. 11. — Rapport des éventails parabasaux avec les baguettes centrosomiennes.

nue. Il se peut d'ailleurs que la divergence des lamelles soit plus ou moins marquée selon les individus.

En fait, la lamelle parabasale n'est rien d'autre qu'un filament parabasal modifié ; comme celui-ci, elle se fixe à un centrosome par un tractus colorable, puis s'élargit (lamelle) et enfin s'effile progressivement en une longue fibre contre laquelle s'applique le corps parabasal. Le grand développement du filament parabasal chez *Staurojoenina* peut paraître exceptionnel. Cela n'est point sûr ; la disposition qui existe chez *Trichonympha* n'est pas tellement différente, à l'élargissement près du filament, de celle de notre *Staurojoenina*.

Le corps parabasal s'applique sur presque toute sa longueur contre le filament parabasal. Il y a au total quatre groupes ou faisceaux de parabasaux qui s'entre-croisent plus ou moins dans l'endoplasme ; très longs, certains de ces organites atteignent ou presque l'extrémité postérieure du Flagellé. Les variations de longueur tiennent surtout aux différences de niveau des points d'insertion. Maintes fois, il nous a paru que certains cténofilaments (les plus longs) et les dernières fibres issues de la lame serratulée donnent attache à des corps parabasaux. Le nombre de ceux-ci varie passablement d'un individu à un autre, allant de 33 à 42. Le total des lamelles parabasales (éventail) atteignant 48, on en doit conclure que plusieurs d'entre elles ne portent pas de corps parabasaux, d'autant plus que d'autres fibres peuvent entrer en rapport avec ces corps.

La structure intime du corps parabasal est telle que Duboscq et Grassé (1934) l'ont décrite dans les *Trichonympha* et genres alliés : ruban ou boudin de substance chromophile flanqué d'un cordon irrégulier, variqueux, de substance chromophobe. Parfois, les parabasaux donnent l'impression de tubules creux dont une face serait fortement chromatique (fig. 2, Pl. I). Beaucoup d'entre eux recourbent en crosse leur extrémité libre.

Lame serratulée.

Cet organite, peut-être observé par Grassi, a échappé à Kirby ; et nous ne l'avons découvert qu'après la publication de notre note préliminaire. Il s'agit d'une lame complexe très mince, hyaline, excessivement difficile à colorer. Elle se situe sous l'area flagellaire, contre laquelle elle s'applique et qu'elle déborde sur la gauche. Elle en reproduit dans son ensemble la forme générale : comme elle, elle est arquée et creusée en gouttière. Le bord droit de la lame serratulée présente, vu de profil, trois ou quatre saillies successives, plus fortement chromatiques que le reste de l'organite, saillies qui simulent des gouttelettes sur le point de quitter leurs supports. Chacune de ces saillies appartient à une différenciation que nous nommons *hamulie* (de *hamulus*, petit hameçon.) Chaque hamulie est en fait un crochet de forme compliquée, dans lequel nous distinguons : 1° le *corps*, épais à sa base, aminci vers son extrémité distale ; 2° la *pointe terminale*, qui fait avec le corps un angle aigu ; puis cette pointe se coude jusqu'à être située dans un plan approximativement perpendiculaire à celui du corps. La concavité du corps de l'hamulie épouse la courbure de la face interne de la lame serratulée, dont *elle fait vraisemblablement partie intégrante*. Cette disposition rappelle tout à fait les crochets qui soutiennent une gouttière. Les pointes terminales sont libres, se détachant du bord gauche de la lame serratulée ; elles se superposent régulièrement, la supérieure étant la plus longue et la plus externe. Ce même bord gauche, à peu près au niveau de la première hamulie, envoie un filament qui se superpose aux pointes terminales des hamulies. Cette pointe et les parties terminales des hamulies, vues de profil, dessinent le contour d'une lame de scie, d'où

le nom de lame serratulée. La partie terminale des hamulies donne naissance sur un de ses côtés à plusieurs filaments parallèles entre eux, qui s'étendent loin en arrière, tout comme des filaments parababsaux. Nous avons, d'ailleurs, l'impression que certains de ces filaments sont porteurs d'un corps parabasal (fig. 1, et 5, Pl. I et II).

La lame serratulée paraît faite d'une substance anhyste dans laquelle sont enrobées des fibrilles dont les portions distales se dissocient et deviennent libres dans le cytoplasme. Quant aux hamulies, elles ne sont, en somme, que des fibrilles épaissies par endroits et décrivant un trajet compliqué.

Cténofilaments.

Le terme de cténofilaments a été créé par Kirby (1926) pour désigner un ensemble de fortes fibres qui se tiendraient sur le côté droit de chaque lobe cytoplasmique et ressembleraient à un peigne. Dans notre publication préliminaire, nous décrivions les cténofilaments comme étant semblables dans les quatre antimères et les orientions d'une manière inexacte. Ils se placent sur la droite de l'area flagellaire, c'est-à-dire sur la gauche d'un lobe cytoplasmique ; nous sommes sur ce point en désaccord avec Kirby.

L'étude minutieuse nous a révélé que les cténofilaments de deux antimères alternants sont identiques, mais différents de ceux des deux autres antimères.

a. *Cténofilaments crais* (fig. 3 et 7 et Pl. I et II).

Nous nommerons cténofilament *crais* le seul complexe fibrillaire qui correspond à peu près exactement à celui de Kirby et à ce que nous avons décrit dans notre note préliminaire. On peut comprendre ce système comme une lame étroite ou rachis d'où se détachent de loin en loin des bandelettes, d'autant plus développées qu'elles s'insèrent plus bas sur le rachis. Chaque bandelette s'amenuise progressivement et se termine de la sorte en un filament délicat. Les filaments des bandelettes postérieures, dans certains exemplaires, sont beaucoup plus longs que les autres et vont loin en arrière du noyau. Contrairement à nos données antérieures, les cténofilaments ne pénètrent pas dans les lobes cytoplasmiques. Ils sont en plein cytoplasme ; certaines images les montrent disposés plus ou moins en écharpe, passant au voisinage du noyau. Les cténofilaments que nous avions cru voir dans les lobes de certaines *Staurojoenina* étaient en réalité des bandelettes parabasales dont le filament terminal n'avait pas été coloré. Il nous a paru que certains cténofilaments donnaient insertion à des corps

(1) Dans notre note préliminaire, nous avions considéré par erreur les hamulies comme étant des lamelles parabasales rebroussées à angle droit.

parabasaux. Étant donnés les rapports qu'entretiennent les cténofilaments avec le centrosome, une telle disposition n'aurait rien d'aberrant.

b. *Filaments uncinés* (fig. 7 et 9, Pl. II).

Nous appelons ainsi deux formations filamenteuses très singulières, qui alternent avec les cténofilaments vrais. Chacune d'elles se compose d'un ruban axial, sorte de rachis, sur lequel s'insèrent d'un même côté trois crochets arqués, très épais à leur point d'attache et s'effilant à leur extrémité libre. Ces crochets se colorent très vivement par l'hématoxyline et sont tournés vers l'extérieur.

Le rachis, sur le côté opposé aux crochets chromatiques (1), porte des filaments chromatiques qui se dirigent vers l'arrière et parfois dépassent le noyau. Les crochets, eux-mêmes, sont porteurs de filaments chromatiqués très fins et peu colorables. Nous avons l'impression que le nombre de tous ces filaments dépasse celui de ceux que représente nos figures 7 et 8.

Il est possible que le ruban axial des filaments uncinés ait une structure très analogue à celle de la lame serratulée ; il résulterait de l'accolement de fibres dont les parties distales resteraient libres dans le cytoplasme.

Filaments lobaires.

Nous adoptons ces termes dus à Kirby pour désigner des filaments qui partent de la région centrosomienne pour s'élever vers l'apex du Flagellé. Ils se recourbent vers l'extérieur et pénètrent dans la zone apicale d'un lobe cytoplasmique (2). Selon nous, ils sont de deux sortes : 1° filaments lobaires qui, si bizarre que ce soit, paraissent s'élever des extrémités apicales des area flagellaires (fig. 1, Pl. I). Ces fibres sont courtes et fortement arquées. Elles se situent, semble-t-il, sur la face droite du lobe ; nous nous sommes demandé si ces fibres ne se rattachaient pas à la lame serratulée, mais celle-ci est d'une coloration si difficile que nous n'avons pu nous en convaincre ; — 2° filaments lobaires qui, en vue polaire, se détachent des extrémités de la petite croix centrale dont les branches alternent avec les area flagellaires (fig. 5 et 7, Pl. II).

Que représente donc cette petite croix ? Nous ne croyons pas qu'elle corresponde aux extrémités apicales des baguettes centrosomiennes, vues par le sommet de l'animal. Il s'agit, peut-être, d'une formation indépendante

(1) Les crochets principaux des filaments uncinés ressemblent beaucoup aux corps des hamulies. Toutefois, ils en diffèrent par leur pointe non rebroussée. Dans les préparations peu colorées ne montrant pas la lame serratulée, seuls les crochets des filaments uncinés sont visibles ; il serait alors possible de les confondre avec les hamulies, mais l'absence de tout rapport avec les area flagellaires permet d'éviter la méprise.

(2) Dans notre note de 1942, nous avions confondu l'une des catégories de filaments lobaires avec la portion supérieure du bord gauche de la lame serratulée.

qui s'homologuerait au bouton chromatique que contient le capuchon apical des *Trichonymphidæ* (*Deltotrichonympha numidica*, Duboscq et Grassé, 1943).

Complexe centrosomien.

Le complexe centrosomien de *Staurojoenina* est d'une interprétation difficile. Nous n'avons pas la certitude de l'avoir exactement compris et nous ne pensons pas que nos prédécesseurs aient été plus heureux que nous.

Nous observons quatre tubules, peut-être légèrement aplatis dans le sens radial, convergeant vers le haut, arrivant au contact ou presque l'un de l'autre, à une courte distance de l'apex. Vers l'arrière, les tubules s'écartent quelque peu, tout en délimitant un espace étroit, non homologue, au tube rostral des *Trichonympha* (fig. 4, 5 et 8, Pl. II). Ces tubules sont d'inégale longueur : deux d'entre eux, situés dans deux antimères opposés, n'atteignent pas le noyau et se terminent librement dans la région anténucléaire ; les deux autres poussent jusqu'au noyau, s'appliquent sur lui et en épousent la courbure. Contrairement à ce qui a été décrit chez *S. mirabilis* et *S. assimilis*, ces deux longs tubules ne s'entre-croisent pas avant d'atteindre le noyau ; leur trajet est direct. Le diamètre de ces tubules diminue progressivement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'apex.

Autour d'eux tourne une spire granuleuse très vivement colorable par l'hématoxyline. Vue de profil, la spire apparait comme deux lignes de grains rangés le long de deux génératrices opposées. Nous n'avons pas d'idée précise sur la nature et la signification de cette spire. Elle entrera peut-être dans le cadre de ces formations tubuleuses et contournées, les *solénosomes*, que A.-Ch. Hollande a décrites dans la cellule des Protistes et des Pluricellulaires.

Dans des préparations moins colorées, le tubule devient difficilement perceptible. On ne voit plus alors que quatre baguettes renflées en avant, acuminées vers l'arrière (forme en épingle) et atteignant à peine le tiers de la distance qui sépare l'apex du noyau. Nous estimons que ces baguettes ne représentent que le bord interne des tubules plus fortement chromatique que le reste. Ce sont elles que nous avons primitivement homologuées aux centrosomes, n'ayant pas alors observé les tubules. Aujourd'hui, nous inclinons plus volontiers à faire du tubule tout entier l'équivalent du centrosome. Nous n'éliminons pas toutefois définitivement l'idée que les baguettes sont indépendantes des tubules : idée d'autant plus séduisante qu'on peut assimiler chaque baguette au centrosome en clou d'une *Trichonympha*. Au contact du noyau, l'extrémité des tubules ne porte aucun grain perceptible.

Du côté externe, le tubule centrosomien est en contact avec un délicat ruban assez large et quelque peu rétréci à ses deux bouts et dont la forme est d'ailleurs extrêmement variable. Ce ruban a souvent une apparence chiffonnée. Dans le cas des tubules courts, il s'arrête bien avant le noyau.

Dans le cas des tubules longs, il atteint le noyau et s'étale à sa surface. Ces rubans sont constellés de grains chromatiques, qui parfois affectent une disposition régulière, en lignes longitudinales et parallèles. Tubules et rubans granulés sont compris par les descripteurs de Trichonymphines comme réalisant un suspenseur nucléaire ; nous ne sommes pas sûrs que cette vue finaliste corresponde à une fonction réelle. Le ruban chromatique ressemble, d'une part, au « nastrino » d'une *Joenia*, lequel est un reste fusorial; d'autre part, à la *nuclear sleeve*, que Cleveland décrit en particulier dans *Trichonympha grandis*. Chez *Trichonympha*, la *nuclear sleeve* forme un tube continu réunissant le sommet du tube rostral à ce pôle antérieur du noyau. On peut imaginer que, lorsque l'ancêtre de *Staurojoenia* s'est coupé en quatre antimères, la *nuclear sleeve* n'a pas échappé à la quadruple fissuration.

Au total, le complexe centrosomien se compose de quatre tubules (deux courts et deux longs), de quatre baguettes et de quatre rubans granuleux.

DISCUSSION DES RÉSULTATS ACQUIS

Après l'exposé de nos observations, il nous paraît utile de confronter nos résultats avec ceux de Grassi (1917) et de Kirby (1926).

Grassi, à l'exception des parabasaux et des hamulies, a probablement vu tous les organites de *Staurojoenina*, mais a cependant commis de graves erreurs ; en outre, sa rédaction manque de clarté, et nous avons mis longtemps à comprendre ses figures. Ce qui, selon nous, représente les centrosomes a été bien vu par le Protistologue italien et nommé par lui *listerelle, radiali* ; forme et rapport ont été exactement observés dans leur ensemble, mais il n'est fait aucune allusion à la nature centrosomienne de ces formations. Grassi a également découvert les rubans chromatiques granuleux, adossés aux tubules centrosomiens, et les appelle *listerelle granellose* ou *sostanza granellosa* (Cf. ses figures 14 et 19, Pl. III). Il a observé et figuré l'éventail parabasal (*listerelle periferiche*), le distinguant de l'area flagellaire, mais il l'a cru fait d'épaississements cuticulaires, méconnaissant ainsi sa véritable nature ; d'ailleurs, les préparations de Grassi ne mettaient pas en évidence les corps parabasaux.

Grassi a sûrement vu les cténofilaments et la lame serratulée, mais ne les a pas mieux compris ; une fois de plus, il les assimile à des épaississements cuticulaires (Cf. fig. 12 *bis*, Pl. II, et fig. 14, Pl. III) et précise même que la lame serratulée est formée par la cuticule épaissie, qui occupe le fond des sillons interlobaires, sur le côté des area flagellaires.

Ce que Grassi nomme *fili maggiori* correspond aux plus grands filaments qui partent, vers l'arrière, de la lame serratulée ; il les décrit comme sortant d'un prolongement, aplati et triangulaire, de la cuticule revêtant les sillons interlobaires.

Kirby (1926) a utilisé certaines données de Grassi, mais n'a poussé ni le parallèle de ses résultats avec ceux de son prédécesseur, ni l'analyse

des structures assez loin pour comprendre exactement la morphologie, étonnamment complexe, de *Staurojoenina*. Il n'a vu, dans *Staurojoenina assimilis*, que les quatre filaments radiaux (*listerelle radiali* de Grassi) ; les rubans chromatiques granuleux (*listerelle granellose*) ont échappé à son observation. Il nomme centroblépharoplastes les portions antérieures des bandelettes radiales qui sont les plus chromatiques, tandis que de la portion tubulaire il fait des rhizoplastes. Il ne distingue pas de centrosome isolé.

D'autre part, Kirby a intégré l'éventail parabasal (*peripheral bands*) à l'area flagellaire ; les lamelles parabasales, dont il n'a pas compris la nature, donneraient insertion, selon lui, aux grains basaux des flagelles (Pl. II, fig. X). En vérité, il est difficile de se rendre compte des rapports exacts qui existent entre l'area flagellaire et l'éventail parabasal. Quelques préparations heureuses nous ont permis d'affirmer que l'éventail parabasal est tout à fait indépendant de l'area. Il s'agit sûrement de deux structures distinctes. Dans la plupart des préparations, on ne découvre que l'area flagellaire et quelques filaments parabasaux qui semblent la prolonger vers l'arrière. Les portions élargies des lamelles (éventail) n'étant pas colorées, il n'est pas possible de reconnaitre leurs rapports exacts avec l'area flagellaire, d'où l'erreur de Kirby. Dans des exemplaires en *parfait état*, bien colorés et *non lésés par la confection du frottis*, l'indépendance de l'éventail parabasal à l'égard de l'area flagellaire nous est apparue en toute certitude.

Kirby n'a pas vu les corps parabasaux et, de ce fait, n'a pu comprendre la signification de ses lamelles périphériques. Il n'a pas non plus mis en évidence les lamelles serratulées et les hamulies.

En fait de cténofilaments, il a décrit ce qui correspond à nos cténofilaments vrais, mais en voit deux paires identiques. Il se pourrait que les cténofilaments uncinés fussent des formations propres à *S. caulleryi*.

Kirby décrit en outre quatre *major filaments*, dont chacun d'eux pourrait se dissocier en deux ou quatre fibres sur toute sa longueur. Ces filaments résulteraient de l'union de fibres émanant à la fois des bandelettes périphériques, des cténofilaments et des rhizoplastes. Si nous comprenons bien Kirby, un *major filament* n'est en somme qu'un faisceau fibrillaire hétérogène. Dans nos préparations, les filaments sont bien séparés et individualisés. Ils proviennent, comme nous l'avons déjà dit, de l'éventail parabasal, de la lame serratulée et des cténofilaments vrais. Nous n'avons jamais vu de filaments partant des rhizoplastes. Certains filaments, quelle qu'en soit l'origine, entrent en rapport avec des corps parabasaux. Ainsi il n'y a pas lieu de parler de *major filaments*. Les filaments accessoires de Kirby, qui n'auraient pas de connexions avec les autres organites, s'homologuent à nos filaments lobaires.

Nous croyons bon de dresser un tableau indiquant la correspondance des divers organites décrits par les auteurs et nous-mêmes.

Grassé et Hollande.	Grassi.	Kirby.
1° Complexe centrosomien : baguettes chromatiques, tubules.	*Listerelle radiali.*	Centroblépharoplaste et rhizoplastes.
2° Bandelettes granuleuses — *nuclear sleeve* de Cleveland (?).	*Listerelle granellose.*	Non vues.
3° Cténofilaments : cténofil. vrais cténofil. uncinés.	Vus mais non dénommés.	Cténofilaments.
4° Éventail parabasal avec filaments parabasaux.	*Listerelle periferiche.*	*Peripheral bands.*
5° Corps parabasaux.	Non vus.	Non vus.
6° Hamulies.	Non vues.	Non vues.
7° Lame serratulée avec filaments parabasaux.	Probablement vue mais non dénommée.	Non vue.
8° Filaments lobaires (8).	Non vus. *Fili maggiori*, qui paraissent naître de la lame serratulée, selon nous, ne forment pas une catégorie à part.	Filaments accessoires (4). *Major body filaments*, naîtraient des cténofilaments, des rhizoplastes et des *peripheral bands.*

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE

Dans une note préliminaire (1942, *b*), nous avons fait connaître notre opinion relative aux affinités et à l'évolution des Trichonymphines : notre idée est que les *Staurojoeninidæ* procèdent des *Trichonympha* par scission en quatre zones longitudinales du rostre et de l'area flagellaire ; scission à laquelle échappe le noyau. Depuis la publication de notre note, bien que nous ayons découvert de nouveaux organites dans *Staurojoenina*, nous ne pensons pas que ces trouvailles soient de nature à modifier notre manière de voir. Dans *Staurojoenina*, les dérivés centriolaires se sont différenciés et multipliés : filaments parabasaux, cténofilaments, lame serratulée et hamulies. Dans la *Trichonympha*, il n'existerait, d'après les données de Duboscq et Grassé (1943), que deux sortes de fibres : les filaments parabasaux et les filaments plus ou moins ramifiés empruntant la même direction que ceux-ci, et mêlés à eux. Les deux sortes de fibres forment la paroi du rostre.

Dans *Staurojoenina*, les cténofilaments sont probablement les homologues des filaments ramifiés des Trichonymphines. Quant à la lame serratulée et aux hamulies, elles représentent vraisemblablement des acquisitions propres à la famille.

Le système centrosomien d'une *Staurojoenina* est réductible à celui d'une *Trichonympha*. Les baguettes chromatiques s'homologuent, sans difficulté, au clou centrosomien des *Trichonympha*; celui-ci se serait divisé longitudinalement en quatre. En revanche, il ne nous est pas possible de nous prononcer sur le tubule qui va de la baguette au noyau ; comme nous l'avons déjà dit, il se pourrait même que la baguette ne fût que le bord interne plus chromatique du tubule qui représenterait alors un centrosome plus complexe, plus évolué, que celui de *Trichonympha* et de *Deltotrichonympha*. Le ruban chromatique et granuleux qui accompagne chaque tubule serait, selon nous, l'équivalent de la *nuclear sleeve* (manche nucléaire) décrite par Cleveland dans certaines espèces de *Trichonympha* parasites de la Blatte *Cryptocercus*. Les rapports et la constitution paraissent identiques. Cette *nuclear sleeve* s'applique sur le noyau comme nos rubans chromatiques. Dans la *Staurojoenina*, la *nuclear sleeve* se serait divisée longitudinalement en quatre parties. La seule objection que l'on puisse opposer à notre manière de voir, c'est que la *sleeve nuclear* n'est pas connue dans toutes les espèces de *Trichonympha*.

La *Staurojoenina* de *Neotermes præcox* nous paraît digne de constituer une espèce indépendante.

Sans doute, il est difficile d'indiquer les caractères qui lui sont propres, car les descriptions des deux espèces antérieurement connues, *St. mirabilis* et *St. assimilis*, sont incomplètes et ne permettent pas d'établir une comparaison valable avec *St. caulleryi*. Toutefois, un caractère autoriserait déjà à élever au rang d'espèce la *Staurojoenina* du *Neotermes præcox* : ses tubules centrosomiens qui atteignent le noyau ne s'entre-croisent pas comme ceux de *St. assimilis* et *St. mirabilis*.

Les hamulies et les cténofilaments uncinés pourraient être également des organites propres à notre espèce.

AUTEURS CITÉS

1934. Cleveland (L.-R.). — The wood-feeding Roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the symbiosis between Protozoa and Roach (*Mem. Ann. Acad. Arts and Sc.*, vol. XVII, p. 184-343).

1933. Duboscq (O.) et Grassé (P.-P.). — L'appareil parabasal des Flagellés (*Arch. Zoo. exp. et géné.*, t. LXXIII, p. 381-621).

1943. Duboscq (O.) et Grassé (P.-P.). — Les Flagellés de l'*Anacanthotermes ochraceus* Burm. (*Ibid.*, t. LXXXII, p. 401-438).

1942 *a*. Grassé (P.-P.) et Hollande (A.). — Sur la structure des Hypermastigines du genre *Staurojoenina* (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCXIV, p. 920-922).

1942 *b*. Grassé (P.-P.) et Hollande (A.). — Les affinités et l'évolution des Trichonymphines (*Ibid.*, t. CCXV, p. 35-37).

1917. Grassi (B.). — Flagellati viventi nei Termiti (*Mem. R. Accad. Lincei*, Cl. Sc. Fis. Mat. e Nat., 5e série, vol. XII, p. 331-394).

1926. Kirby (H.). — On *Staurojoenina assimilis*, sp. nov., an intestinal Flagellate from the Termite, *Kalotermes minor* Hagen (*Univ. Calif. Publ. in Zoo.*, vol. XXIX, p. 25-102).

EXPLICATION DES PLANCHES

Staurojoenina caullerysi.

PLANCHE I

Fig. 1. — Vue d'ensemble d'un grand individu montrant les principaux organites, moins les centrosomes et les parabasaux. × 1 600.

Fig. 2. — Individu montrant les « lobes cytoplasmiques », les area flagellaires sans les flagelles, les tubules centrosomiens, le noyau et les appareils parabasaux. × 800.

Fig. 3. — Le complexe fibrillaire. — *Cf.*, cténofilaments ; *Ev. p.*, éventail parabasal ; *h.*, hamulies. × 1 500.

Fixation aux vapeurs osmiques et au liquide de Flemming ; coloration hématoxyline, éosine, vert-lumière.

PLANCHE II

Fig. 4. — Area flagellaires (*Af.*) et « tubules » centrosomiens. × 1 500.

Fig. 5. — Complexe fibrillaire, deux tubules centrosomiens et le noyau dans un individu légèrement écrasé vu par son pôle apical. — *Af.*, area flagellaires ; *Ev. p.*, éventail parabasal ; *h.*, hamulies ; *Ls.*, lame serratulée. × 1 600.

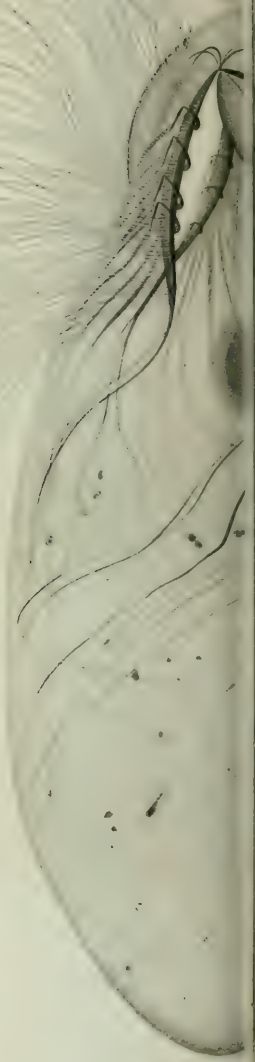
Fig. 6. — Rapports de l'éventail parabasal et de la lame serratulée. Le noyau en gris pâle. × 1 500.

Fig. 7. — Area flagellaires, cténofilaments, filaments uncinés, croix et noyau, dans une *Staurojoenina* dissociée par le frottis. × 1 500.

Fig. 8. — Complexe centrosomien (baguettes et tubules) dans ses rapports avec une aire flagellaire et le noyau. × 1 500.

Fig. 9. — Deux aires flagellaires et deux filaments uncinés. × 1 750.

Mêmes fixation et coloration que pour la planche I.



2

aulleryi

Cie

Phototypie Duval

4

7

aulleryi

Phototypie Duval

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME VII

L'anatomie interne des *Ricinulei* (Arachnides), par J. Millot 1

Le développement des noyaux à spirème dans diverses espèces de Drosophiles, par S. L. Frolowa 31

Étude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides, par André Ledoux 75

Quelques observations écologiques dans le massif de la Grande-Chartreuse, par A. Kh. Iablokoff 105

Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*suite*), par Pierre-P. Grassé 115

La structure d'une Hypermastigine complexe *Staurojoenina Caulleryi*, par Pierre-P. Grassé et André Hollande 147

Imp. CRÉTÉ, Corbeil (S.-et-O.)
3446-3-47. — C. O. L. 31-1631
Dépôt légal. 1er trimestre 1947.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ET

BIOLOGIE ANIMALE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ONZIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ET BIOLOGIE ANIMALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

P. GRASSÉ et J. MILLOT

TOME VIII

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1946

MORPHOLOGIE EXTERNE DU CERVEAU DES SINGES PLATYRHINIENS

Par Jean ANTHONY

INTRODUCTION

L'étude du système nerveux central groupant des problèmes réputés parmi les plus ardus de l'Anatomie Comparée, il ne faut pas s'étonner que la synthèse de la morphologie cérébrale des Mammifères soit d'acquisition toute récente. Les travaux de Leuret et de Gratiolet, qui constituent le point de départ des recherches devenues classiques, datent seulement d'un siècle ; dans les ouvrages qu'ils publièrent séparément ou en collaboration, le grand mérite de ces deux auteurs aura été d'isoler et de décrire de façon détaillée, malgré la pauvreté du matériel dont on pouvait disposer à leur époque et les mauvaises conditions de conservation des pièces anatomiques, les deux types fondamentaux que revêt le cerveau mammalien :

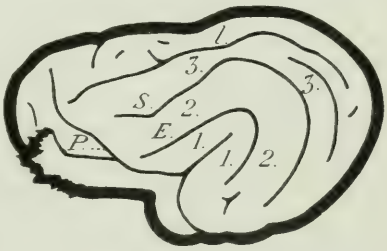


Fig. 1. — Plissements cérébraux de la face externe de l'hémisphère chez un Carnassier (Renard). — G. N.

Le type Carnassier (Leuret), caractérisé par un système de plissements concentriques ; les *gyri arcuati* ou circonvolutions arquées, numéros 1, 2, 3 ; ces éléments sont axés sur une anfractuosité centrale, ou scissure sylvienne (fig. 1) ;

Le type Primate (Gratiolet), apparemment très différent et résultant de la juxtaposition de quatre lobes : frontal, pariétal, occipital, temporal, séparés par des scissures ; un cinquième lobe, profond, l'insula de Reil, est entièrement caché par les lobes frontal et temporal. Broca devait plus tard parfaire ces notions primordiales et imposer à l'anatomie cérébrale une nomenclature rigoureuse dont les définitions essentielles conservent actuellement toute leur valeur.

C'est en 1888 qu'un auteur anglais, Sir William Turner, remarqua, sans attacher dès l'abord à sa découverte l'importance capitale qu'on devait bientôt lui attribuer, que les Carnassiers de grande taille offrent une

variante curieuse du schéma décrit par LEURET : au lieu d'être complètement à découvert comme chez les Félidés ou les Canidés par exemple, l'écorce cérébrale se trouve masquée, au niveau du bras antérieur de la première circonvolution arquée, par suite d'un développement inusité du plissement sus-jacent ; or, chez les Primates, c'est un lobe entier, l'insula, qui disparaît ainsi dans la profondeur, entre les lèvres de la scissure de Sylvius. Sir William TURNER pensa immédiatement que la disposition nouvellement signalée par lui pourrait donc bien représenter un premier stade de l'operculisation du lobe de l'insula. Dès lors, la solution de continuité, longtemps prétendue irréductible entre Carnassiers et Primates, était supprimée. De nombreux auteurs, prenant pour base l'observation *princeps* de l'anatomiste anglais, se mirent à rechercher les homologies de l'insula, celles des languettes néopalléales qui la recouvrent et, de proche en proche, s'ingénièrent à établir une correspondance entre tous les éléments caractéristiques du cerveau simien et ceux du cerveau des Carnassiers, préoccupation qui se retrouve dans la plupart des travaux publiés vers la fin du siècle dernier. Peu à peu, malgré la diversité des opinions exprimées, quelques tendances maîtresses se firent jour et se partagèrent les chercheurs, à mesure que, dans tous les pays, progressaient les recherches et se coordonnaient les observations nouvelles ; ces idées directrices sont représentées aujourd'hui par trois grandes écoles :

celle de G. ELLIOT-SMITH en Angleterre;

celle de C. U. ARIENS KAPPERS en Hollande ;

celle de R. ANTHONY et A. S. DE SANTA-MARIA en France.

Ce sont ces quatre chefs d'école modernes qui ont en définitive mené à bien, dans ses grandes lignes, la synthèse du cerveau mammalien ; bien qu'ils se soient tous les quatre intéressés aux principaux problèmes de morphologie cérébrale, on peut dire que G. ELLIOT-SMITH s'est particulièrement distingué par ses recherches sur le lobe occipital et sur le rhinencéphale ou encéphale olfactif, tandis que C. U. ARIENS KAPPERS, R. ANTHONY et A. S. DE SANTA-MARIA ont surtout envisagé le développement du lobe frontal et l'operculisation de l'insula.

Plusieurs séries de Mammifères cependant, par manque de spécimens dans les établissements scientifiques ou en raison de leurs propriétés aberrantes, étaient jusqu'à ces dernières années demeurés à l'écart de ces travaux de synthèse. R. ANTHONY et ses élèves : Mlle COUPIN, J. BOTEZ, J. DE GRZYBOWSKI, J. BOTAR, Mlle FRIANT, se sont récemment attachés à combler ces lacunes et ont examiné dans ce but le cerveau des Ursidés, des Procyonidés, des Ongulés, des Lémuriens, à l'état fœtal, jeune ou adulte. A la mort de R. ANTHONY néanmoins, leurs investigations avaient encore laissé totalement de côté une famille de Primates, pourtant spécialement digne d'attention parmi ces groupes insuffisamment connus ; ce sont précisément les ressources de ce domaine, pratiquement inexploré en France depuis G. GRATIOLET, que j'ai tenté de rassembler et de faire valoir dans le présent travail.

***

Les Singes du Nouveau Monde ou Singes Platyrhiniens, actuellement confinés à l'Amérique Centrale et à l'Amérique du Sud, voisinent, comme il est naturel de s'y attendre, avec les Singes de l'Ancien Monde ou Catarhiniens, par beaucoup de leurs caractères anatomiques : en dehors de signes extérieurs simiens tels que l'allure générale du corps, la présence de mamelles exclusivement pectorales, l'aspect bien dégagé du cou, on note que les orbites en effet sont complètement fermés en arrière, ne donnant accès à la fosse temporale que par une fente généralement étroite ; les orifices lacrymaux occupent une position intra-orbitaire ; l'os maxillaire supérieur sépare le malaire du lacrymal ; l'hallux est opposable aux autres orteils ; le cerveau enfin est constamment bien développé, et l'on sait que chez *Cebus* le système de circonvolutions et d'anfractuosités qu'il supporte est à peu près identique à celui du Macaque. Mais par d'autres détails de leur organisation, non moins intéressants pour la systématique, ils s'écartent visiblement de leurs parents du Vieux Monde : leur formule dentaire comporte une prémolaire de plus à chaque hémi-mâchoire et, pour les *Hapalidæ*, une molaire de moins (1) ; la face inférieure du rocher repose sur une bulle tympanique généralement développée ; leurs narines si spéciales, ouvertes latéralement et séparées par une épaisse cloison internasale, leur ont valu leur nom ; ils sont, en outre, dépourvus de callosités fessières, et le mode de vie à peu près exclusivement arboricole que mènent plusieurs d'entre eux a entraîné l'acquisition d'une queue prenante, véritable « cinquième main », et de membres grêles avec atrophie (*Eriodes*) ou même disparition complète (*Ateles*) du pouce. Certains offrent par ailleurs des particularités qui rappellent les Lémuriens; c'est, par exemple, une morphologie semblable des osselets de l'oreille moyenne chez *Cebus* et les *Hapalidæ*, la présence de griffes chez ces derniers (sauf à l'hallux), l'existence d'un trou occipital vertical dans le genre *Alouatta*; l'appareil digestif de *Saïmiri*, par la conservation d'aspects encore plus archaïques, fait même penser directement aux *Tarsiidæ*; le mésoduodénum y est indiscernable, et le ligament cavo-duodénal est absent (Klaatsch) ; le duodénum demeure donc flottant à l'encontre de ce qui s'observe le plus souvent dans l'ordre des Primates, et l'on sait que sa fixation à la paroi abdominale postérieure est l'un des facteurs conditionnant ou tout au moins allant de pair avec la rotation de l'intestin (W. Le Gros Clark) ; il faut ajouter que le gros intestin est remarquablement court, avec côlon transverse rudimentaire, comme chez *Tarsius*; les *Hapalidæ* aussi auraient conservé des traits caractérisant les *Tarsiidæ*; citons simplement l'allure générale de leur cerveau et de leur ceinture scapulaire. Par contre plusieurs genres

(1) La formule est $\frac{2.1.3.2.}{2.1.3.2.}$ pour les *Hapalidæ*, $\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$ pour les autres Platyrhiniens et $\frac{2.1.2.3.}{2.1.2.3.}$ pour les Catarhiniens.

possèdent des caractères craniens ou cérébraux qui dénoteraient selon certains un degré d'évolution incroyablement avancé et autoriseraient à émettre l'hypothèse de l'origine platyrhinienne de l'Homme ; sans parler des Platyrhiniens fossiles, d'interprétation délicate, découverts dans le Miocène de Patagonie par F. Ameghino et décrits par lui sous les appellations génériques audacieuses de *Homunculus* et *Anthropops*, il faut signaler que Th.-H. Huxley relevait déjà, vers le milieu du siècle dernier, le remarquable développement des hémisphères cérébraux chez *Saïmiri* : ils « surplombent et s'étendent en arrière, écrit-il, de beaucoup plus au delà du cervelet qu'ils ne font chez l'Homme (1) » et, sur une planche destinée à montrer les proportions relatives de la face et du crâne chez les Primates, il situe ce petit Singe entre le Gorille et l'Homme. Van der Broeck, de son côté, après avoir étudié l'anatomie du lobe occipital, a récemment rapproché le cerveau de l'Atèle de celui de l'Homme ; il parle de cerveaux humains « atéloïdes » (2) ; dans le même sens, on pourrait également faire valoir la position et l'orientation horizontale du trou occipital dans les genres *Saïmiri* et *Pithecia*.

Révélant des tendances en apparence aussi divergentes, parfois combinées au sein d'un même genre (*Saïmiri*), les Singes américains se présentent donc à première vue comme un groupe fort hétérogène, ce qui leur vaut fréquemment d'être traités très sommairement, ou même d'être complètement passés sous silence, dans les ouvrages donnant une vue d'ensemble des Primates. On ne peut mieux traduire l'embarras dans lequel on se trouve dès qu'il s'agit de systématiser leur structure qu'en confrontant les classifications proposées jusqu'à ce jour : on peut dire que depuis Cuvier chaque genre de Platyrhiniens a été successivement juxtaposé à presque tous les autres (3), procédé qui est surtout vrai des formes primitives, comme *Callithrix*, *Aotus*, *Alouatta*, dont les affinités, particulièrement incertaines, ne se sont pas laissé déceler sur les organes habituellement utilisés par les systématiciens.

Un travail sur le cerveau des Singes d'Amérique n'est donc pas seulement destiné à compléter l'état des connaissances actuelles. Étant donnés les caractères très spéciaux, parfois énigmatiques, de ce groupe, il est permis de penser *a priori* que les données rassemblées par l'étude d'une importante série d'hémisphères ne s'incorporeront pas spontanément au schéma courant du cerveau simien. Manifestement, tout laisse supposer qu'un certain nombre d'entre elles s'inscriront en marge de ce schéma, sans qu'on puisse dire encore jusqu'à quel point ni dans quelle direction. Il faut, par conséquent, prévoir une part importante d'interprétation qui pourra permettre de classer les Singes d'Amérique et de les situer dans l'échelle des Primates ; éventuellement, dans le cas où les documents recueillis se montreraient

(1) Th. H. Huxley, *De la place de l'Homme dans la Nature*, Paris, 1868 ; traduction du Dr E. Dally.

(2) Au point de vue du coefficient de céphalisation, Max Weber donne même les chiffres de 1,15 pour l'Atèle contre 1,50 pour l'Homme.

(3) Voir à ce sujet page 133.

particulièrement significatifs, elle autorisera même à dépasser le cadre des Simiens et des Primates pour aborder des questions d'ordre beaucoup plus général.

***

C'est en partant de ces considérations que j'ai divisé l'exposé qui suit en deux parties que j'estime indispensables l'une à l'autre. La première, d'anatomie descriptive, réunit les résultats immédiats de l'examen de 167 hémisphères ; c'est en quelque sorte un inventaire de la matière d'œuvre. Je me suis attaché à la rendre aussi complète et précise que possible, citant, chaque fois que l'occasion s'en présentait, la disposition et les rapports atypiques d'une anfractuosité ou d'une circonvolution ; j'ai même décrit exceptionnellement des moulages intracraniens lorsque nos collections, pourtant parmi les plus considérables que l'on connaisse, se montraient insuffisantes. La somme de ces faits, classés par catégories, est soumise à une large discussion dans la seconde partie ; une interprétation poussée de la topographie cérébrale des Platyrhiniens est tentée, qui amène à préciser les affinités de ces Singes entre eux et avec les autres Primates, à rechercher leur origine possible et à envisager, sous un angle original grâce à de nouveaux apports, plusieurs aspects des grands problèmes classiques concernant la morphologie du cerveau mammalien, tels que les homologies des sillons et des circonvolutions, ou l'antagonisme de développement des lobes et ses conséquences.

Je dois à la constante bienveillance de M. le professeur J. Millot d'avoir pu mener à bien ce travail, sous sa direction, au Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle. M. le professeur J. Millot et M. le professeur P. Grassé, codirecteurs des *Annales des Sciences naturelles*, ont bien voulu m'ouvrir les colonnes de leur revue à un moment où, les circonstances normales de publication n'étant pas encore revenues, il est particulièrement difficile de faire paraître un travail spécialisé. Je tiens à leur exprimer ici toute ma reconnaissance. Je remercie vivement, d'autre part, M. Giesecké d'avoir exécuté, avec le talent qu'on lui connaît, les deux tiers de mes figures.

MATÉRIEL UTILISÉ

Les 84 cerveaux que j'ai examinés, et qui proviennent tous du Laboratoire d'anatomie comparée du Muséum, se répartissent comme suit :

GENRES	ESPÈCES	NOMBRE DE CERVEAUX	
		Par espèce.	Par genre.
HAPALIDÆ.			
Hapale	*H. jacchus* L.	7	13
	H. penicillatus E. Geof.	4	
	H. sp. ?	2	
Leontocebus	*L. rosalia* L.	3	3
Mystax	*M. midas* L.	3	3
Œdipomidas	*Œ. œdipus* L.	1	1
CEBIDÆ.			
Alouatta	*A. ursinus* H.	1	3
	A. sp. ?	2	
Aotus	*A. felinus* S.	1	4
	A. trivirgatus H.	2	
	A. sp. ?	1	
Ateles	*A. ater* F. Cuv.	1	10
	A. belzebuth E. Geof.	2	
	A. geoffroyi K.	1	
	A. melanochir Desm.	1	
	A. paniscus L.	4	
	A. sp. ? (1)	1	
Brachyurus	*B. rubicundus* Is. Geof. et Dev.	2	2
Callithrix	*C. amictus* E. Geof.	1	2
	C. moloch H.	1	
Cebus	*C. apella* L.	8	23
	C. capucinus L.	8	
	C. fatuellus L.	4	
	C. hypoleucus H.	2	
	C. sp. ? (fœtus).	1	
Eriodes	*E. arachnoïdes* E. Geof.	1	1
Lagothrix	*L. lagotrica* H.	11	11
Pithecia	*P. monacha* M.	2	2
Saïmiri	*S. cassiquiarensis* H.	2	6
	S. sciureus L.	3	
	S. sp. ?	1	
		84	84

(1) Un seul hémisphère.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE DESCRIPTIVE

NÉOPALLIUM

FAMILLE DES *HAPALIDÆ*

Genre *HAPALE*

Hapale jacchus L.

Le cerveau d'*Hapale jacchus* L., allongé et surbaissé, se montre lisse sur presque toute son étendue ; malgré le grand développement de ses hémisphères, qui, en arrière, recouvrent complètement le cervelet, il ne présente à considérer, quel que soit l'âge du sujet, que trois anfractuosités constantes :

— la scissure de Sylvius ;
— la scissure rhinale postérieure ;
— la scissure calcarine.

La scissure de Sylvius naît à la face inférieure du cerveau, où elle continue la direction transversale de la vallée sylvienne; s'écartant de la rhinale postérieure, qui apparaît au même niveau qu'elle, mais se porte directement en arrière sur le lobe temporal, elle encoche aussitôt le bord inférieur de l'hémisphère, passe à la face externe de celui-ci, puis remonte en arrière et en dedans, rectiligne ou légèrement convexe en avant, sur une longueur de 1 centimètre environ : limite commune des lobes frontal et temporal, elle se termine là à quelque distance du bord supérieur de l'hémisphère. Un bref sillon parallèle, parfois représenté simplement par une dépression, souligne le tiers moyen de son trajet à la face externe.

La scissure calcarine est située à la face interne, dont elle représente fréquemment la seule anfractuosité néopalléale ; branchée à angle droit sur la *fissura hippocampi*, immédiatement en arrière du seuil de l'hémisphère, elle se dirige vers le pôle occipital sans l'atteindre, en traçant une courbe à concavité inférieure ; son extrémité antérieure est parfois surmontée d'une légère et brève dénivellation, annonçant un début de sillon calloso-marginal.

En dehors de ces éléments, il faut signaler la présence éventuelle, à la partie inféro-externe du lobe frontal, d'un sillon orbitaire, souvent réduit à une petite dépression ; à la face interne de la région occipitale, on peut relever également l'amorce d'un sillon collatéral ; enfin, sur quatre hémisphères, j'ai noté au delà de la terminaison de la scissure de Sylvius (nos 1924-592 et 1929-60) une fossette punctiforme mais nette, ou même un véritable

Fig. 2. — En haut, de gauche à droite : face externe de l'hémisphère droit chez *Hapale jacchus* L. n° 1912-154 ; vue latérale droite de l'encéphale chez *Leontocebus rosalia* L., n° 1932-359 ; vue inférieure du cerveau chez *Hapale jacchus* L., n° 1929-60. En bas, de gauche à droite : vue latérale droite de l'encéphale chez *Hapale jacchus* L., n° 1924-392 ; face externe de l'hémisphère gauche chez *Leontocebus rosalia* L., n° 1932-374 ; vue latérale externe de l'encéphale chez *Mystax midas*, n° 1931-388. — G. N.

sillon (dans deux cas), très bref, perpendiculaire à la direction de la scissure de Sylvius ; il s'agit sans aucun doute d'un sillon intrapariétal.

Hapale penicillatus E. Geof.

Semblable au précédent, à part toutefois l'absence à peu près régulière de sillon orbitaire ; G. Elliot-Smith a signalé la présence d'un sillon intrapariétal dans cette espèce ; de mon côté, je ne l'ai pas observé.

Genres *MYSTAX*, *ŒDIPOMIDAS* et *LEONTOCEBUS*

Les exemplaires de *Leontocebus rosalia* L. et de *Mystax midas* L. que j'ai pu étudier n'offrent pas de différences essentielles avec ceux du genre *Hapale*. Les éléments fondamentaux : scissure de Sylvius et scissure calcarine, possèdent un trajet et une orientation identiques ; quant aux sillons parallèle, orbitaire, collatéral et intrapariétal, ils présentent sensiblement

la même fréquence que chez *Hapale jacchus* L. ; pour ce qui est d'*Œdipomidas œdipus* L., ces observations ne concordent pas avec celles de C. J. Connolly, dont les descriptions révèlent des caractères nettement plus évolués sur les cerveaux qu'il a examinés : le sillon parallèle était constant et profondément imprimé ; le sillon intrapariétal, bien que très court parfois, était toujours représenté, et le sillon collatéral pouvait atteindre une longueur étonnante ; cet auteur a même signalé un *sulcus rectus* indiscutable sur un hémisphère; il est vraisemblable, dans ces conditions, que l'exemplaire dont je disposais était celui d'un individu jeune.

FAMILLE DES *CEBIDÆ*

Genre *AOTUS (NYCTIPITHECUS)*

Beaucoup plus volumineux que les précédents, le cerveau du Nyctipithèque est caractérisé par :

1° L'extension des sillons rencontrés chez les *Hapalidæ* ;

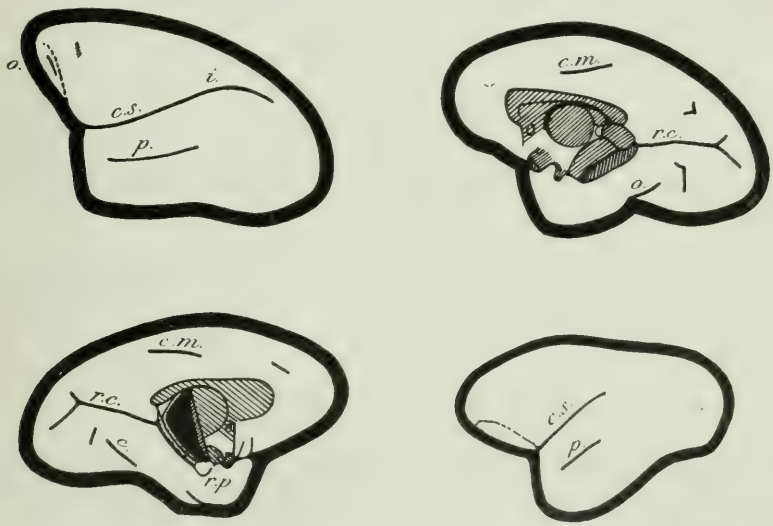


Fig. 3. — En haut : face externe de l'hémisphère gauche et face interne de l'hémisphère droit chez *Aotus trivirgatus* H., n° 1932-97 ; en bas, face interne de l'hémisphère gauche chez le même et ace externe de l'hémisphère droit chez *Œdipomidas œdipus*.

2° Le caractère constant des sillons jusqu'à présent occasionnels :

— sillon collatéral ;
— sillon intrapariétal, qui continue la direction d'une scissure de Sylvius devenue très oblique en haut et en arrière, mais sans atteindre cependant le bord mésial de l'hémisphère ; ces deux

anfractuosités réunies réalisent ce que G. Elliot-Smith a nommé le complexe sylvio-intrapariétal, disposition que nous retrouverons chez d'autres Platyrhiniens ;
— sillon orbitaire (absent chez un jeune *Aotus trivirgatus* H., n° A-5639) ;

3° L'apparition de nouveaux sillons à la face interne de l'hémisphère :

— un bref sillon calloso-marginal, surmontant le tiers moyen du corps calleux, et obliquement dirigé en bas et en avant ;
— au-dessus de la scissure calcarine, dont l'extrémité postérieure est désormais bifurquée, un sillon très court (subpariétal ?) ;
— annexé au sillon collatéral, en arrière de lui et perpendiculaire à sa direction, un petit élément de signification imprécise.

4° L'indication de nouvelles dépressions à la face externe de l'hémisphère, rudiments de futurs sillons :

— l'une profonde, siégeant dans la région frontale, au-dessus du rebord sourcilier ; elle annonce le *sulcus rectus* ; un *sulcus rectus* remarquablement développé a même été relevé par Kukenthal et Ziehen sur un spécimen d'*Aotus felinus* S ;
— l'autre très superficielle, radiaire, placée en avant du sillon intrapariétal et figurant pour la première fois le sillon central ; je n'ai pas observé de sillon à proprement parler, contrairement à G. Elliot-Smith et Jakob.

Les deux espèces examinées, *Aotus felinus* S. et *Aotus trivirgatus* H., répondent à cette description.

Genre *CALLITHRIX*

De taille à peu près identique à celle du précédent, le cerveau de *Callithrix* présente une topographie assez différente, notamment dans la région pariéto-occipitale :

— la scissure de Sylvius, que nous avons vue jusqu'à présent à peu près rectiligne, est ici, dans sa partie supérieure, libre, concave vers l'avant, disposition qui se répète au niveau du sillon parallèle, mais en s'accentuant de telle façon que l'extrémité supérieure de celui-ci devient toute proche de la scissure de Sylvius ;
— le sillon intrapariétal, bien développé, affecte la forme d'un C majuscule ouvert en dehors et en bas ; situé à peu près à égale distance du bord supérieur de l'hémisphère, d'une part, de la scissure de Sylvius et du sillon parallèle, d'autre part, il embrasse dans sa

concavité la terminaison de ces deux anfractuosités, délimitant pour la première fois le pli courbe. Beddard (1901) a signalé un sillon intrapariétal en S majuscule chez *Callithrix torquata* H., en faisant remarquer qu'un tel aspect se retrouve chez certains Lémuriens, particulièrement *Hapalemur* ; sur le même exemplaire, le bord supérieur de l'hémisphère, en regard de la moitié postérieure de l'intrapariétal, était chevauché par une petite anfractuosité que nous rencontrerons désormais chez tous les autres Platyrhiniens : l'incisure pariéto-occipitale (fig. 5).

La région frontale est rudimentaire, surtout chez *Callithrix moloch* H., où le *sulcus rectus* et le sillon orbitaire restent encore très imprécis, tandis

Fig. 4. — Face externe des deux hémisphères chez *Callithrix moloch* H., n° A-5494 ; face interne droite chez *C. amictus* E. Geoff., n° A-5918. — G. N.

que le sillon central est représenté par une dépression à peine sensible. *Callithrix amictus* (E. Geof.), par contre, possède un *sulcus rectus* et un sillon orbitaire nets bien que très courts ; le sillon central existe également, sous la forme d'un petit élément convexe vers l'avant et placé, malgré son nom, à l'union du tiers antérieur avec le tiers moyen de l'hémisphère; ce n'est que plus tard qu'il répondra vraiment à l'appellation de sillon central. Beddard (1901) l'a décrit à tort comme étant le précentral ; il commet la même erreur — ainsi que Flatau et Jacobsohn (1899) — pour le central des Lémuriens ; sa méprise vient sans doute de ce qu'il attache une valeur trop grande au terme de « central », ce qui lui fait rechercher ce sillon à mi-distance entre les pôles antérieur et postérieur de l'hémisphère, alors que, chez les Primates inférieurs, où le lobe frontal est encore relativement peu développé, le central est situé beaucoup plus en avant ; G. Elliot-Smith fait très justement remarquer à ce sujet (1903) que le précentral ne se rencontre du reste jamais en l'absence du central, plus stable que lui.

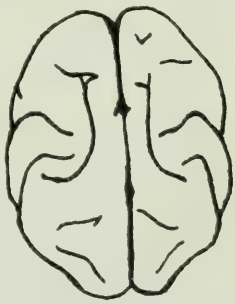


Fig. 5. — *Callithrix torquata*, d'après Beddard (1901) ; vue supérieure. — G. N.

A la face interne, on retrouve, avec la même orientation, le sillon callosomarginal déjà noté chez le Nyctipithèque, mais de plus, en avant du genou du corps calleux, remarque l'apparition, chez *Callithrix amictus* E. Geof., d'un début de sillon rostral interne. En arrière du splénium du corps calleux,

s'affirme le sillon subpariétal qui, difficilement identifiable chez le Nyctipithèque à cause de sa situation, se trouve maintenant à sa place définitive ; la scissure calcarine coiffe, à la manière d'un accent circonflexe, un sillon collatéral devenu très important ; elle est bifurquée à son extrémité postérieure, et sa branche de bifurcation supérieure prolonge la direction du sillon collatéral.

Genre *SAIMIRI (CHRYSOTHRIX)*

Saïmiri sciureus L. (fig. 41 et 48).

Très important à divers points de vue, le cerveau de *Saïmiri sciureus* L. est avant tout remarquable par sa forme allongée ; Thomas Huxley le signalait déjà dans ses *Éléments d'Anatomie Comparée*, disant que « les hémisphères cérébraux s'avancent au delà du *cerebellum* sur une étendue relativement plus grande que chez aucun autre Mammifère, même jusqu'à un cinquième de leur longueur totale » ; cet allongement porte exclusivement sur la région pariéto-occipitale, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen de la face interne de l'hémisphère : les régions frontale et pariétale occupent, par rapport au seuil des hémisphères, un volume et une position auxquels on peut s'attendre chez un Singe de cette taille, mais la région occipitale s'est à ce point développée en arrière que le bord postérieur du splénium du corps calleux se trouve à égale distance des pôles frontal et occipital — ou, si l'on préfère, le lobe occipital occupe, sur la face interne, la moitié de la longueur totale de l'hémisphère.

L'agencement des sillons sur la face externe présente deux faits nouveaux de grand intérêt :

— le sillon central est désormais constant, limitant en arrière le lobe frontal ;
— le sillon intrapariétal, confondu en avant avec la scissure de Sylvius comme chez le Nyctipithèque, pour donner le complexe sylvio-intrapariétal, vient se jeter par son extrémité postéro-supérieure dans une incisure qui, encochant le bord supérieur de l'hémisphère, se continue sur la face interne ; c'est l'incisure pariéto-occipitale, première démarcation entre les lobes pariétal et occipital.

En arrière du pli courbe, le lobe occipital est généralement lisse ; cependant on peut noter une petite dépression, ou même, ainsi que je l'ai relevé dans un cas, un très petit sillon radiaire, première forme de ce que G. Elliot-Smith a appelé le *sulcus lunatus*.

Le *sulcus rectus* est très inconstant ; quant au sillon orbitaire, il longe sur toute sa longueur le côté interne du rebord sourcilier, pouvant même, comme je l'ai vu sur un hémisphère, présenter un aspect triradié du fait de l'apparition d'une petite anfractuosité oblique en arrière et en dedans, qui vient le rejoindre en son milieu.

La face interne ne possède pas de particularités marquantes dans sa moitié antérieure, à part la segmentation possible du sillon calloso-marginal ; elle se trouve, par contre, profondément modifiée au niveau de la région pariéto-occipitale :

— l'incisure pariéto-occipitale, entamant profondément le bord supérieur de l'hémisphère, descend vers la scissure calcarine, accompagnée en avant d'un important sillon subpariétal et de la scissure paracalcarine en arrière, que nous n'avions pas encore rencontrée ; ces deux fissures se rejoignent presque en regard de l'incisure pariéto-occipitale, en constituant la limite commune de deux plissements arqués superposés : l'*arcus parieto-occipitalis* et le *gyrus cunei* ;
— le sillon collatéral, lui aussi, progresse vers la scissure calcarine, avec laquelle il paraît même se confondre à son extrémité supérieure, mais dont il reste en réalité constamment séparé par un *gyrus* profond ; longeant, par sa partie antérieure, le bord inférieur de l'hémisphère, il atteint presque l'extrémité antérieure du lobe temporal ;
— la scissure calcarine est fortement concave en haut ; ses deux branches postérieures de bifurcation, de longueur à peu près égale, écartées à 180° l'une de l'autre, épousent la forme du bord postérieur de l'hémisphère ; la branche inférieure est séparée du sillon collatéral par un angle ouvert en bas où siège parfois un petit sillon de situation variable pouvant représenter un début de sillon occipital inférieur.

Saïmiri cassiquiarensis H. (fig. 44).

Les deux exemplaires n°s 1932-296 et 1932-311 portent l'indication *Saïmiri cassiquiarensis* H. On sait qu'il s'agit là, pour certains, d'une espèce douteuse. Quoi qu'il en soit, je maintiendrai ici l'appellation que ces deux Singes ont reçue au moment de leur entrée dans le service d'Anatomie Comparée, pensant que, si l'identité d'un animal apparaît incertaine, c'est au moment où il possède encore tous ses caractères distinctifs, c'est-à-dire où il est encore intact, entier, que cette identité peut être le plus sûrement établie ; notamment lorsqu'on est en présence de deux espèces très voisines, on ne peut bien souvent les séparer qu'en confrontant les caractères extérieurs, l'aspect du pelage par exemple : si donc on a cru devoir distinguer du *Saïmiri sciureus* L. les deux exemplaires en question, alors que toutes les vérifications pouvaient être effectuées, il ne m'appartient pas, maintenant qu'il ne subsiste plus de ces deux Singes que le cerveau et quelques pièces squelettiques, de supprimer cette distinction. Je dirai seulement qu'au point de vue de leur morphologie cérébrale ils me semblent extrêmement voisins ; *Saïmiri cassiquiarensis* H., n° 1932-296, en particulier, répond exactement à la description ci-dessus ; *Saïmiri cassiquiaren-*

sis H., n° 1932-311, s'en écarte par la présence bilatérale d'un *sulcus lunatus* net, surmonté, sur l'hémisphère droit, d'un autre élément radiaire encore très superficiel et court que Kukenthal et Ziehen ont décrit sous le nom de « sillon B » chez des Singes plus évolués.

Genre *ALOUATTA* (*MYCETES*)

Beaucoup plus volumineux que les précédents, le cerveau d'*Alouatta* représente cependant un stade assez peu évolué ; les exemplaires que j'ai eus à ma disposition me semblent même, à certains égards, plus primitifs encore que ceux décrits par Kukenthal et Ziehen, par G. Elliot-Smith et par C. J. Connolly ; deux d'entre eux, d'ailleurs, représentent très probablement des sujets jeunes ; je prendrai pour type de description le seul qui provienne avec certitude d'un sujet adulte.

Alouatta sp., n° 1934-445.

Nous retrouvons ici un complexe sylvio-intrapariétal semblable à celui du Nyctipithèque ou de *Saïmiri*, mais l'extrémité postérieure du sillon

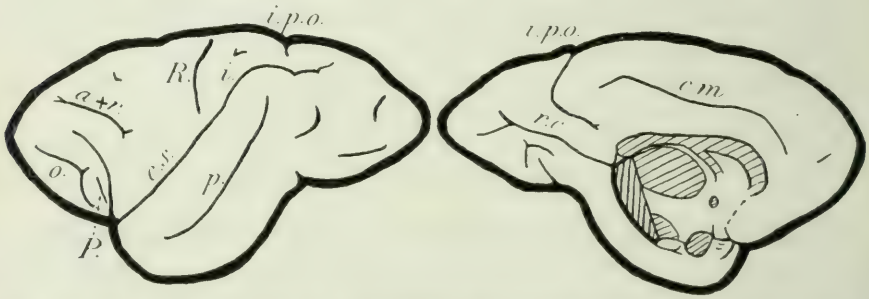


Fig. 6. Faces externe et interne de l'hémisphère gauche chez *Alouatta* sp., n° 1934-445. — G. N.

intrapariétal, se redressant pour prendre une direction radiaire, mérite de ce fait le nom de sillon occipital transverse ; au-devant d'elle, le bord supérieur de l'hémisphère est entamé par une incisure pariéto-occipitale très courte. Le sillon parallèle, légèrement concave en avant, suit le tracé de la scissure de Sylvius, sauf à son extrémité supérieure, où il se recourbe vers l'avant.

La région du lobule orbitaire, fortement excavée, porte deux sillons : l'un, antéro-inférieur, le sillon orbitaire ; l'autre, postéro-supérieur, très particulier par sa situation ; nous le désignerons par la lettre P et nous verrons plus loin comment il convient de l'interpréter.

Le *sulcus rectus*, désormais constant, se moule sur la convexité du rebord sourcilier ; profond et allongé, il devient l'élément fondamental du lobe

frontal à la face externe. Le sillon central, en S italique très étiré, se tient à peu près à égale distance du *sulcus rectus* et de l'incisure pariéto-occipitale ; symétriquement par rapport à son tiers moyen, deux fossettes annoncent, en avant, le sillon précentral supérieur ; en arrière, le sillon postcentral supérieur.

Le lobe occipital, aplati de dehors en dedans sur toute sa hauteur, se termine en arrière par un pôle occipital effilé et très haut situé. Il comporte sur les deux hémisphères trois fissures, dont l'une représente certainement un *sulcus lunatus*, les deux autres, qui longent le bord postérieur du lobe, étant des sillons de compensation sans importance particulière ; enfin une petite anfractuosité verticale est placée au sommet de l'angle rentrant que forme le bord inférieur du lobe occipital avec celui du lobe temporal.

A la face interne, nous trouvons, d'avant en arrière, un sillon rostral interne simplement ébauché, puis un sillon calloso-marginal qui surmonte la totalité du corps calleux, se coudant vers le bas au niveau du splénium, qu'il dépasse largement. Les sillons occipitaux sont rudimentaires : l'incisure pariéto-occipitale, très courte à droite, y est accompagnée de deux petits éléments de compensation, si peu marqués qu'on les identifie avec peine avec la scissure paracalcarine en arrière et le sillon subpariétal en avant ; la scissure calcarine, rectiligne, se dirige obliquement en haut et en arrière vers le pôle occipital et se bifurque en donnant deux branches d'inégale longueur ; le sillon collatéral, moins important que chez *Saïmiri*, est coiffé à gauche d'un élément en accent circonflexe qui le maintient à distance de la scissure calcarine ; à droite, il est simple, formant un angle à sommet postéro-inférieur ; des deux côtés, il atteint en bas le bord inférieur de l'hémisphère, par son extrémité inférieure (côté gauche) ou par un petit rameau qu'il émet au voisinage de sa terminaison (côté droit).

Alouatta ursina H., n° 1913-361.

Les différences d'avec le précédent portent exclusivement sur la configuration du lobe occipital, qui, dans son ensemble, apparaît beaucoup plus rudimentaire. Parallèlement au fait le plus frappant : l'absence complète d'incisure pariéto-occipitale sur les deux hémisphères, on note :

— à la face externe : l'absence (hémisphère droit) ou l'indication par deux simples fossettes (hémisphère gauche) du *sulcus lunatus* ;
— à la face interne : l'absence bilatérale de scissure paracalcarine ; l'aspect rudimentaire (à droite) ou même l'absence (à gauche) de sillon subpariétal.

La scissure calcarine ne se bifurque pas, à proprement parler, à son extrémité postérieure : elle est seulement *béante* à ce niveau. Le sillon collatéral est intéressant parce qu'il offre des deux côtés une branche collatérale venant inciser le bord inférieur de l'hémisphère ; de plus, s'il est simple à

gauche, on note au même niveau, à droite, la présence de deux sillons, dont le supérieur remonte presque jusqu'à la scissure calcarine ; la signification de cet aspect nous apparaîtra ultérieurement.

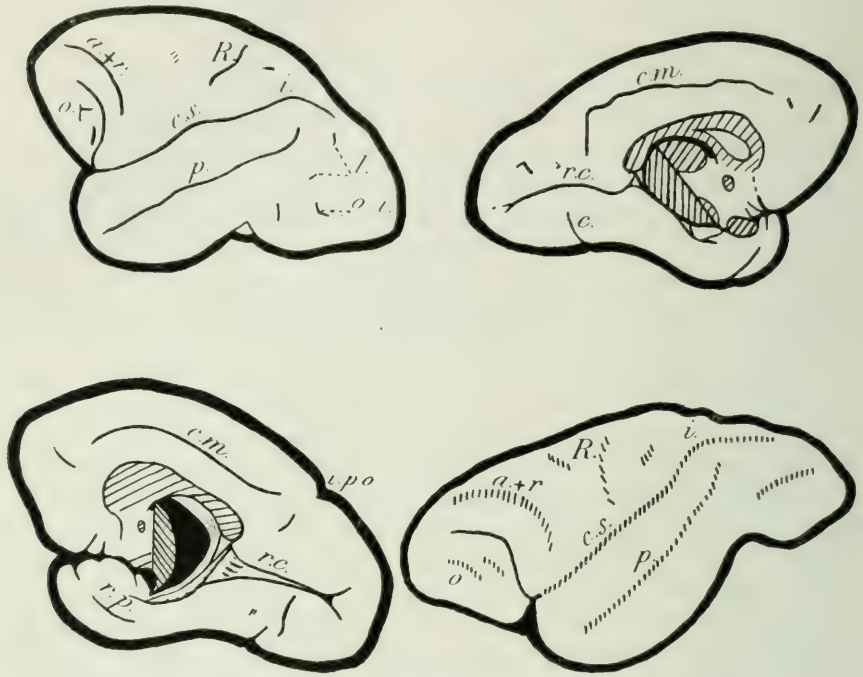


Fig. 7. — En haut : face externe de l'hémisphère gauche chez *Alouatta ursina* H., n° 1913-361, et face interne de l'hémisphère gauche chez le même ; en bas : face interne de l'hémisphère droit chez le même et face externe gauche du moulage endocranien d'*Alouatta nigra*, n° 1-276. — G. N.

Alouatta sp., n° 1890-461.

Semblable au précédent, il présente toutefois, des deux côtés, un *sulcus lunatus* bien apparent.

N'ayant pu me procurer de cerveau d'*Alouatta nigra* E. Geof., j'ai préparé un certain nombre de moulages endocraniens de cette espèce, tenant à les confronter avec une photographie de cerveau publiée par Jakob et Onelli en 1911 (1) sous le nom de *Mycetes niger* ; cette figure indiquait une topographie si différente de celle des pièces décrites ci-dessus qu'aucun de ses sillons, dès le premier abord, ne pouvait être pris pour un sillon cérébral d'*Alouatta*, ni par sa forme, ni par sa situation, ni par ses rapports. Les préparations que j'ai faites montrent, comme il était normal de s'y attendre, que, dans l'espèce *Alouatta nigra* E. Geof., la disposition générale de l'appareil circonvolutionnaire ne s'écarte pas sensiblement du schéma précédent ;

(1) Dr Chr. Jakob und Cl. Onelli, *Vom Tierhirn zum Menschenhirn*, Munchen, 1911, Taf. XLII, 289-290.

Jakob et Onelli ont reproduit par erreur un autre Platyrhinien, appartenant à un genre bien éloigné de *Alouatta*, comme il nous sera facile de l'établir plus loin. Sur deux des moulages examinés, j'ai relevé la présence d'un sillon occipital inférieur qui, nous pouvons le constater à présent, se trouvait annoncé par une dépression sur l'hémisphère droit d'*Alouatta ursina* n° 1913-361 ; sur aucune de ces pièces la présence de l'incisure pariéto-occipitale ne pouvait être affirmée.

Genre *PITHECIA*

Avec le genre *Pithecia*, nous abordons une topographie cérébrale assez complexe ; certains caractères, comme la forme globuleuse du cerveau et une disposition identique de quelques éléments importants, rappellent *Callithrix*, mais l'extension des sillons et l'adjonction de nombreux éléments nouveaux sont l'indice d'un degré d'organisation déjà beaucoup plus élevé. Je décrirai *Pithecia monacha* H., n° 1932-378 ; le second exemplaire que j'ai pu étudier (n° 1931-742) lui est à peu près superposable à tous égards.

Pithecia monacha H., n° 1932-378.

Le lobe frontal, comparé au stade *Callithrix*, a subi un développement notable par rapport aux autres lobes. Dans sa partie inférieure, le long du versant dorsal du rebord sourcilier, le *sulcus rectus*, bien marqué, tend à prendre l'aspect d'un accent circonflexe, pouvant même devenir triradié, ainsi que le mettent en évidence les spécimens reproduits par Flower (1862), Kukenthal et Ziehen (1895) et G. Elliot-Smith (1902). Ceci est dû à la présence d'un autre sillon qui, encore rudimentaire, se confond superficiellement avec lui, alors que plus tard il s'en écartera pour suivre une évolution partiellement différente : le *sulcus arcuatus* ; sur l'hémisphère droit du présent spécimen, du reste, *arcuatus* et *rectus* apparaissent très nettement séparés.

La scissure de Sylvius, concave en avant dans sa partie inférieure, se rapproche en haut du sillon parallèle (1); ce dernier, dépassant le niveau de la scissure de Sylvius, remonte très haut vers le bord supérieur de l'hémisphère.

Le sillon intrapariétal dessine d'avant en arrière deux courbures en sens inverse, bien apparentes ; cette disposition n'est autre chose que l'S majuscule vu par Beddard chez *Callithrix torquata* H., mais en plus net ; de ces deux courbures :

— la première, ouverte en bas et en dehors et centrée sur le sillon parallèle, limite le bras antérieur et l'apex du pli courbe ; sur l'hémi-

(1) G. Elliot-Smith l'a même vue, chez *Pithecia satanas*, venir rejoindre en surface le sillon parallèle.

sphère droit, elle émet par son sommet, vers la face mésiale, une petite branche radiaire, parallèle à l'incisure pariéto-occipitale et située en avant d'elle : l'incisure ζ de R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria (incisure *e'* de Kukenthal et Ziehen) ;

la seconde, ouverte en haut et en dedans, est centrée sur l'incisure pariéto-occipitale; sur l'hémisphère droit, elle donne, à son sommet,

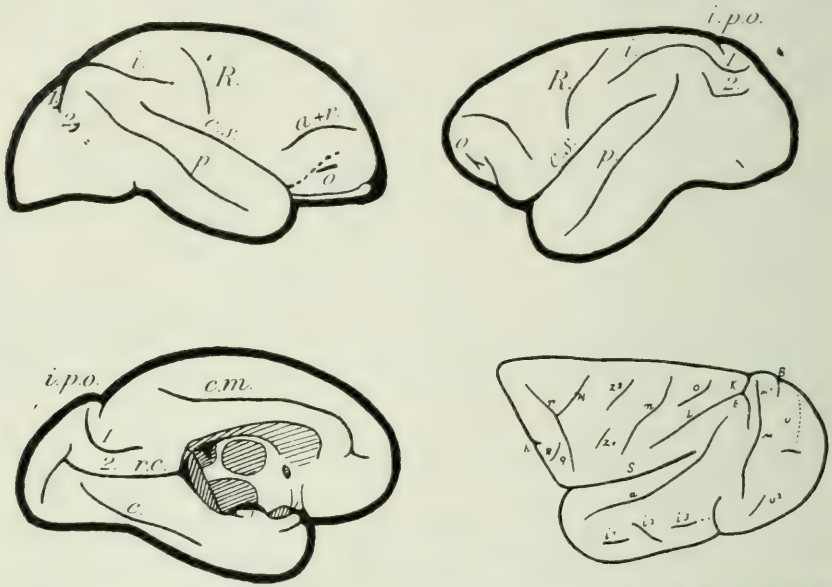


Fig. 8. — En haut : face externe de l'hémisphère droit chez *Pithecia monacha* H., n° 1931-742, et face externe de l'hémisphère gauche chez *P. monacha* H., n° 1932-6378 ; en bas : face interne droite chez *P. monacha* H., n° 1931-742, et *P. albinasa*. (D'après Kukenthal et Ziehen. 1895.

une petite branche descendante indiquant la limite antérieure du sillon occipital transverse. Cette seconde courbure, qui retiendra spécialement notre attention, est soulignée par une autre, de même forme ; on a ainsi sur la face externe, de part et d'autre de la partie postérieure du sillon intrapariétal, deux circonvolutions arquées mettant en relation le lobe pariétal avec le lobe occipital. A la face interne, entre l'incisure pariéto-occipitale et la scissure calcarine, nous avons également deux circonvolutions semblables, séparées par le sillon subpariétal et la scissure paracalcarine et que nous avions déjà observées chez le *Chrysothrix*. Gratiolet, qui les a décrites pour la première fois en 1854, les numérotant de haut en bas sur chaque face, leur a donné le nom de premier et second plis de passage pariéto-occipitaux externes et internes ; on appelle encore respectivement *arcus parieto-occipitalis* et *arcus intercuneatus* le premier pli externe et le premier pli interne. Enfin l'apparition du sillon occipital inférieur, non observable sur cet exemplaire, mais assez fréquente en réalité chez *Pithecia monacha* H., détermine la

formation, à la face externe, de deux plis de passage temporo-occipitaux.

En rapprochant cette description de la région pariéto-occipitale externe de celle fournie par d'autres auteurs, on est au premier abord tenté de penser qu'elle s'en écarte sensiblement ; si, en effet, les cerveaux reproduits par FLOWER en 1862, INGALLS en 1914 et V. HALLER v. HALLERSTEIN en 1934 indiquent à peu près les mêmes détails que *Pithecia monacha* H., nº 1932-378, celui représenté par KUKENTHAL et ZIEHEN en 1895 montre un *sulcus lunatus* et un sillon occipital inférieur important ainsi qu'un « sillon B » ; G. ELLIOT-SMITH, d'autre part, a décrit, en 1902, un exemplaire où, en plus de ces derniers caractères (1), on relève l'absence complète du premier pli de passage à la surface, et la fusion apparente de l'incisure pariéto-occipitale avec l'incisure ζ ; dans ce dernier spécimen enfin, le petit sillon qui limite en bas le deuxième pli de passage externe de GRATIOLET se trouve être antérieur au *sulcus lunatus* et normal à sa direction. G. ELLIOT-SMITH lui a donné le nom de *prælunatus*. Il semble que nous soyons alors assez loin de l'aspect très simple d'où nous étions partis : seule une question d'âge peut expliquer ces différences. Indiscutablement, les cerveaux que j'ai examinés proviennent de sujets jeunes, tandis que G. ELLIOT-SMITH a étudié un sujet adulte ; cette hypothèse est du reste confirmée par l'état de la dentition de *Pithecia monacha* H., nº 1932-378, dont la dernière molaire, en haut et en bas, n'a pas encore terminé sa percée (2).

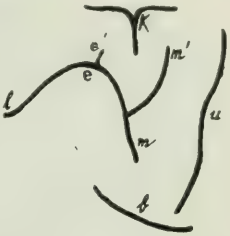


Fig. 9. — Rapports de l'incisure pariéto-occipitale chez *Pithecia monacha* H. (D'après KUKENTHAL et ZIEHEN, 1895.)

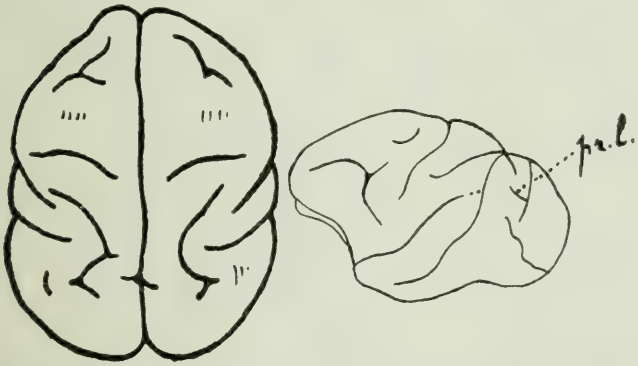


Fig. 10. — *Pithecia monacha* H., d'après FLOWER (1862), à gauche et d'après ELLIOT SMITH (1902), à droite.

Somme toute, par sa face externe, *Pithecia monacha* H. nous montre l'apparition :

(1) Sauf « le sillon B ».

(2) La dentition de l'exemplaire de FLOWER atteste qu'il s'agit également d'un sujet jeune ; tout porte à croire qu'il en va de même de *Pithecia monacha* H., nº 1931-742, dont je n'ai pu cependant examiner la dentition, le cerveau seul ayant été conservé dans nos collections.

— dans la région frontale, du *sulcus arcuatus;*
— dans la région pariéto-occipitale, des plis de passage pariéto-occipitaux et, parfois, du *sulcus lunatus*, ainsi que du sillon occipital inférieur et des plis de passage temporo-occipitaux qui lui sont adjacents.

Ce sont là ses principales caractéristiques ; ajoutons qu'à la face interne les deux branches postérieures de bifurcation de la scissure calcarine sont de longueur très inégale, la supérieure pouvant être extrêmement réduite ; que le sillon collatéral, moins important que chez *Saïmiri*, n'atteint pas, en arrière, la scissure calcarine et reste, en avant, très éloigné du pôle temporal ; qu'enfin le sillon calloso-marginal, coudé vers le haut à son extrémité antérieure où il se bifurque à hauteur du genou du corps calleux, revêt ainsi un aspect nouveau.

Genre *BRACHYURUS*

Aussi volumineux, le cerveau de *Brachyurus* supporte des anfractuosités plus abondantes, plus développées et présentant entre elles des rapports plus étroits que chez le *Pithecia* adulte de G. Elliot-Smith ; cette réserve faite, nous rencontrerons la même topographie d'ensemble.

A la face externe, le *sulcus rectus* atteint de telles dimensions, venant, au-devant de la scissure de Sylvius, voisiner avec l'extrémité inférieure d'un sillon central également très allongé, qu'il est légitime de penser — et on le pense généralement — qu'il se trouve confondu, sur une partie de son trajet, avec le *sulcus arcuatus*, comme dans le genre *Pithecia* ; dans un cas (1 hémisphère sur 4), où l'extrémité postérieure de l'*arcuatus* se prolongeait moins loin en arrière, j'ai noté, en regard, la présence d'un petit élément compensateur transversal, sans rapport, je crois, avec le sillon subcentral antérieur que nous observerons plus tard ; par contre, la présence d'un sillon subcentral postérieur sur l'hémisphère gauche de *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., n° 1931-624 est indiscutable.

Le précentral supérieur, signalé chez *Pithecia* par quelques auteurs, mais qui manquait sur les exemplaires jeunes que j'ai étudiés, est ici généralement présent (sur trois hémisphères) ; une fois seulement, j'ai relevé une ébauche de post-central supérieur.

La région pariéto-occipitale externe s'est enrichie de plusieurs éléments constants :

— le sillon occipital inférieur, né au bord inférieur de l'hémisphère, à 1 centimètre environ du pôle occipital dont le sépare une petite fossette parallèle à sa direction ; il remonte à la face externe vers l'extrémité inférieure du *sulcus lunatus*, qu'il n'atteint pas ; à ce niveau, il est éventuellement accompagné, en avant et en arrière

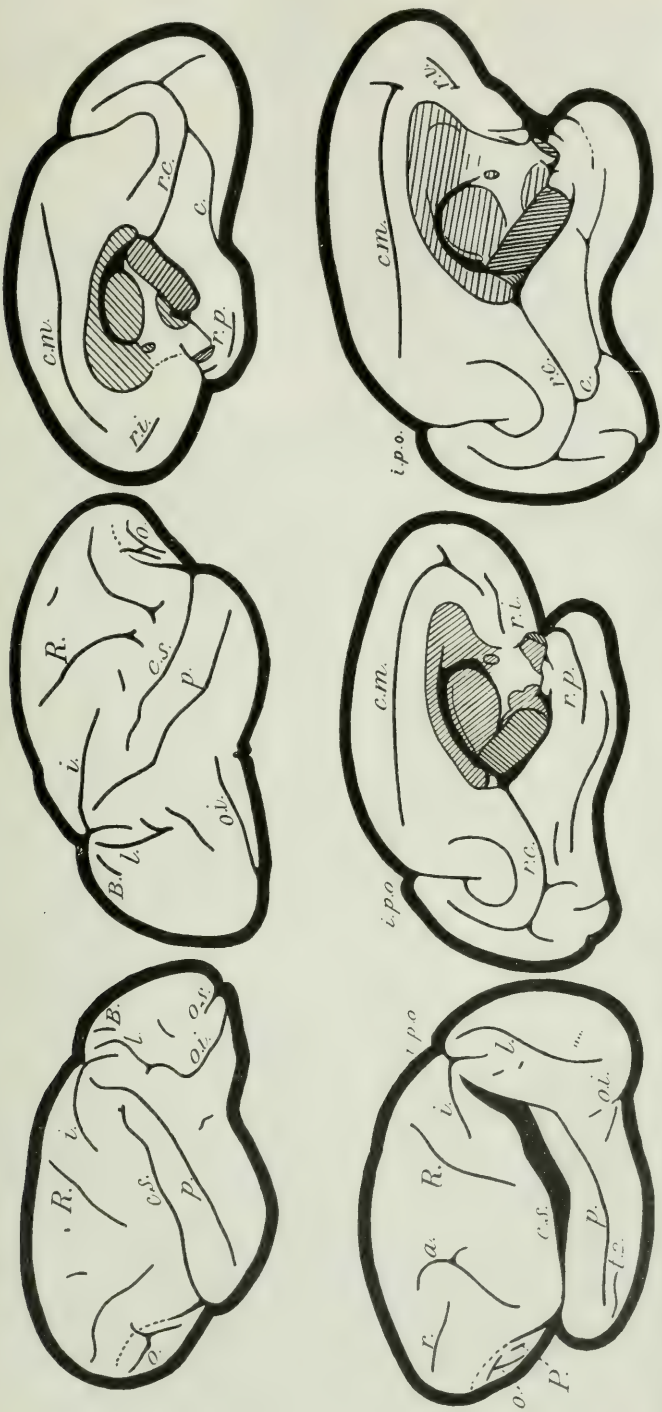


Fig. 11. — En haut, *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., n° A.-4920, face externe gauche, n° 1931-624, face externe et face interne droites. En bas, *Cebus hypoleucus* H., n° 1912-275, face externe et face interne gauches ; *C. capucinus* L., n° 1913-355, face interne gauche. — G. N.

de deux petits sillons dont la concavité est dirigée vers lui ; le sillon antérieur peut être double ou triple ;

– le « sillon B » de Kukenthal et Ziehen, placé en haut et en arrière du *sulcus lunatus* ;

— le sillon parallèle, après s'être recourbé vers l'avant à son extrémité supérieure, comme chez *Pithecia* ou *Callithrix*, fournit un prolongement qui, se continuant dans l'angle formé par le sillon intrapariétal et le *sulcus lunatus*, sépare presque complètement le bras antérieur du pli courbe de son bras postérieur. L'incisure ζ sépare en deux segments le sillon intrapariétal : une portion ascendante, antérieure ; une courte portion descendante, postérieure, l'ensemble limitant vers le haut un pli courbe devenu très aigu.

La scissure de Sylvius, généralement distante sur toute sa longueur, du sillon parallèle, peut cependant, à son extrémité supérieure (1), venir s'unir à lui. D'autre part, le *sulcus lunatus* peut confluer en haut avec le sillon intrapariétal, le second pli de passage et le *prælunatus*, qui le limite en bas, devenant désormais invisibles à la surface (Cf. *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., n° A-4920, hémisphère droit) ; on n'aperçoit plus alors qu'un angle très aigu, en V renversé, dont le prolongement du sillon parallèle forme la bissectrice.

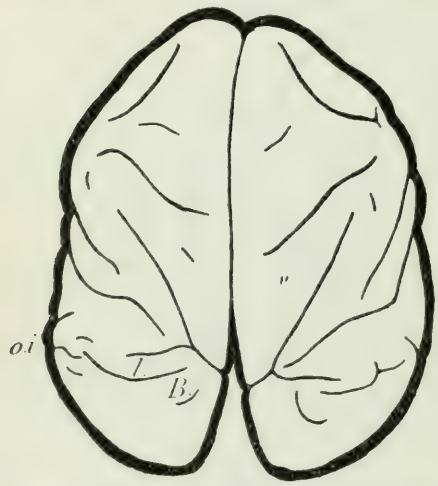


Fig. 12. — *Brachyurus rubicundus* Is. Geof. et Dev., n° 1931-624, vue supérieure. G. N.

Signalons de plus que le sillon occipital inférieur peut s'unir, en apparence, au *sulcus lunatus*, l'ensemble réalisant une vaste courbe à concavité postérieure (Cf. *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., n° A-4920, hémisphère gauche).

La région du lobule orbitaire est parcourue par un sillon en forme de H majuscule constitué de deux éléments longitudinaux, les sillons orbitaires externe et interne, réunis en leur milieu par une barre transversale.

La face interne, à part la présence d'un sillon rostral constant, normal à la direction du sillon calloso-marginal, ne présente rien, dans la région frontale, qui puisse être utilement relevé ; sa région pariéto-occipitale offre à considérer le même tassement des anfractuosités que la face externe : l'incisure pariéto-occipitale, qui descend très bas vers la scissure calcarine, côtoyée par sa branche de bifurcation supérieure, est très longue et le demeurera dans le genre *Cebus* ; elle recouvre complètement, par sa lèvre

(1) Cf. Kukenthal et Ziehen (1895) et G. Elliot-Smith (1902).

postérieure, la scissure paracalcarine ; la scissure calcarine, très déprimée de haut en bas, atteint le sillon collatéral, et ce n'est qu'en écartant largement ses deux lèvres qu'on distingue le gyrus profond qui les sépare toujours.

Genre *CEBUS*

La morphologie externe du cerveau, dans le genre *Cebus*, tout en reproduisant les grandes lignes de celle de *Brachyurus*, s'en écarte néanmoins par l'acquisition de nombreux caractères nouveaux.

Cebus hypoleucus H., n° 1912-275.

Le lobe frontal s'est notablement développé en tous sens; désormais le sillon central, occupant le milieu de la face externe, mérite véritablement son nom ; il est, dans l'ensemble, très fortement convexe vers l'avant, et son extrémité inférieure voisine avec la scissure de Sylvius, dont elle n'est plus distante que de quelques millimètres. Le *sulcus rectus*, que nous avons vu jusqu'à présent longer le rebord sourcilier, devient très oblique en haut et en arrière; en regard de son extrémité postérieure, un important sillon, qui se confondait généralement avec elle dans les genres *Pithecia* et *Brachyurus* devient complètement indépendant, le *sulcus arcuatus* ; il trace à gauche un arc à concavité antérieure embrassant la terminaison du *sulcus rectus*. Ce serait là la disposition habituelle chez *Cebus hypoleucus* H. pour C.-J. Connolly, qui l'a relevée 10 fois sur 11 hémishpères. A droite, au contraire, il revêt un aspect triradié ; nous reverrons ces deux types d'*arcuatus* chez les autres représentants du genre *Cebus*.

La partie externe du lobule orbitaire est parcourue, à gauche, par un sillon triradié dont deux branches, l'antérieure et la postérieure, longeant le versant interne du rebord sourcilier, sont dans le prolongement l'une de l'autre ; la troisième se dirige obliquement en arrière et en dedans; à droite, la branche postérieure reste séparée des deux autres.

La scissure de Sylvius, déportée en arrière et en bas sur presque toute sa longueur, vient s'unir, en surface, au sillon parallèle ; dès lors, le prolongement supérieur de ce dernier, qui se trouvera limité en bas par cette jonction, portera le nom de *processus acuminis*.

Le *sulcus lunatus*, disposé transversalement en S italique très allongé et inversé, occupe presque toute la hauteur du lobe occipital, repoussant en bas le sillon occipital inférieur ; celui-ci longe alors, par son tiers moyen, le bord inférieur de l'hémisphère, pour se redresser, en avant sur la face externe où il se rapproche du sillon parallèle, en arrière sur la face interne où il remonte dans l'angle constitué par le sillon collatéral et la branche inférieure de bifurcation de la scissure calcarine (1). En avant, le *sulcus*

(1) Accompagné ou non d'un petit élément de compensation.

lunatus se trouve en rapport : dans son tiers supérieur, avec la partie terminale du sillon intrapariétal qui lui est parallèle ; dans son tiers moyen, avec le *prælunatus*, perpendiculaire à sa direction ; dans son tiers inférieur, avec l'extrémité antérieure du sillon occipital inférieur, oblique par rapport à lui. En arrière du *sulcus lunatus* et jusqu'au pôle occipital, le *neopallium* est pour ainsi dire lisse, aspect qui contraste avec celui des autres régions ; il forme là l'opercule occipital de Gratiolet.

Le fait le plus remarquable, à la face interne, est probablement la segmentation très fréquente du sillon collatéral en deux portions, séparées par un large *gyrus* : l'une postérieure, demeurant unie en haut à la scissure calcarine, est bifurquée à son extrémité inférieure ; elle constitue le sillon collatéral proprement dit ; l'autre, antérieure, atteint ou dépasse même avant la terminaison de la scissure rhinale postérieure, s'insinuant entre elle et le sillon temporal moyen ; elle prend le nom de sillon occipito-temporal. La scissure paracalcarine, profonde sur la presque totalité de son trajet, rejoint le sillon subpariétal, l'ensemble dessinant une concavité très accusée centrée sur l'incisure pariéto-occipitale. Le sillon callosomarginal se prolonge très loin vers le sillon rostral, l'atteignant même sur l'hémisphère gauche. En dehors de ces particularités, la face interne rappelle d'assez près celle de *Brachyurus*.

Cebus capucinus L.
Cebus fatuellus L.
Cebus apella L.

Je ne décrirai pas séparément les espèces *Cebus capucinus* L., *Cebus fatuellus* L., *Cebus apella* L., où, à peu de chose près, l'appareil circonvolutionnaire est semblablement disposé ; j'indiquerai seulement les modalités, assez diverses du reste, de ce plan général et, éventuellement, leur fréquence relative chez les différents types.

Nous venons de voir que le *sulcus arcuatus* peut revêtir deux aspects chez *Cebus hypoleucus* H. : habituellement simple, en arc à concavité antérieure, il s'adjoint exceptionnellement une branche postérieure, pour devenir alors triradié ; cette dernière disposition apparaît assez fréquente dans les trois autres espèces ; la branche postérieure surajoutée se maintient toujours dans le prolongement de la portion supérieure de l'arc primitif, l'ensemble de l'*arcuatus* dessinant un T majuscule légèrement incliné en bas et en arrière.

La face externe du lobe frontal présente, mais assez rarement, l'ébauche de sillons qui resteront rudimentaires chez les Platyrhiniens les plus élevés ; sur 36 hémisphères, j'ai noté, dans 4 cas, en avant de l'extrémité inférieure du sillon central, un très discret subcentral antérieur ; dans 6 autres cas, un court sillon ou même une simple fossette, annonçant le précentral supérieur.

La région du lobule orbitaire est assez particulière par la situation très variable de ses sillons ; ceux-ci sont parfois entièrement séparés les uns

des autres sous forme de trois ou quatre petites anfractuosités allongées longitudinalement ; parfois réunis en une croix à trois branches très irrégulière, ou enfin assemblés en H majuscule typique comme dans le genre *Brachyurus* ; sur un grand nombre d'hémisphères néanmoins, le schéma observé peut se ramener à cette dernière disposition : c'est un H majuscule

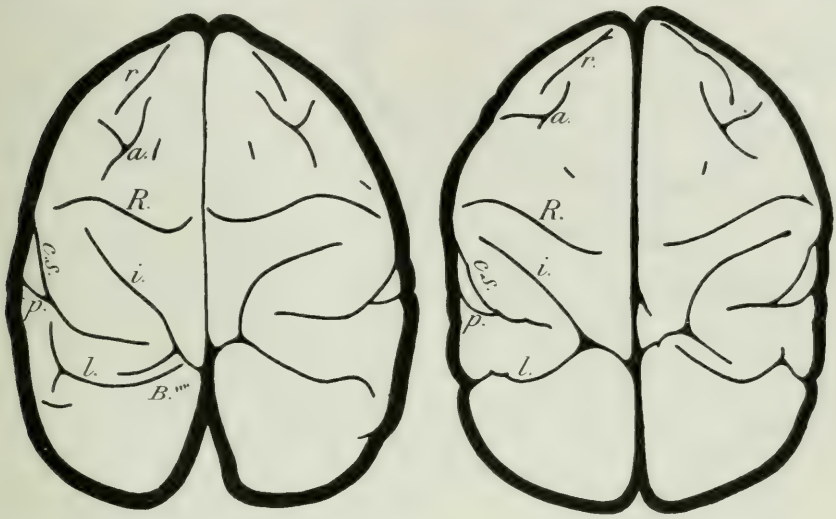
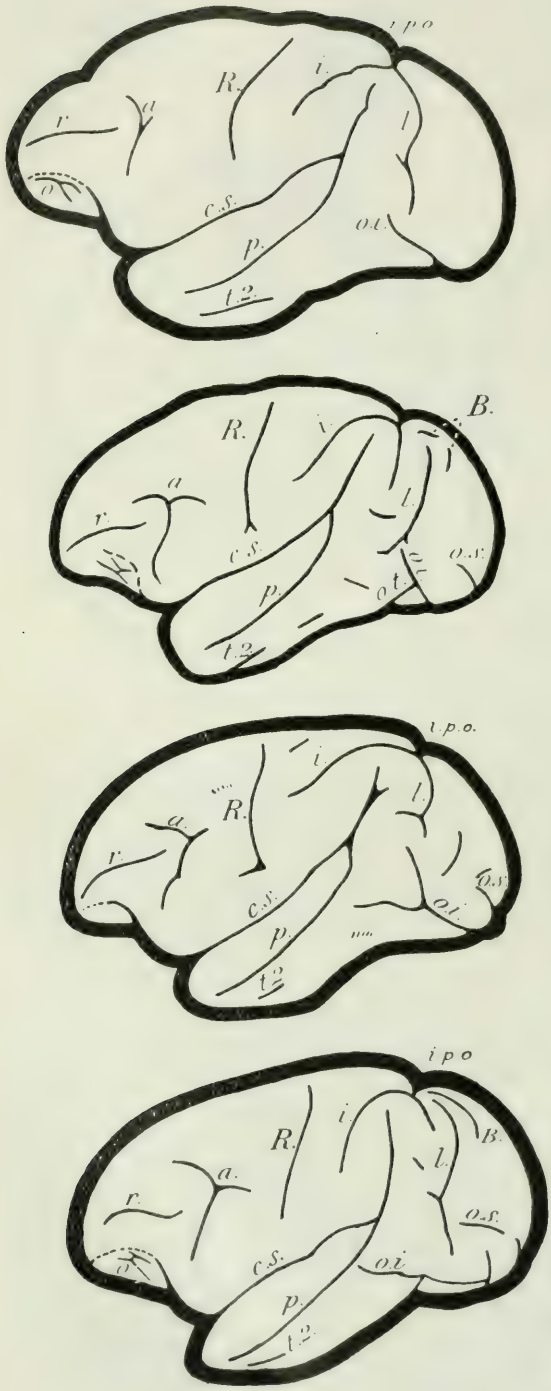


Fig. 13. — De gauche à droite : *Cebus capucinus* L., n° 1932-428, et *C. fatuellus* L., n° 1932-99, vue supérieure. — G. N.

dont la branche externe, scindée en deux portions, antérieure et postérieure, est très diversement orientée.

Dans la région pariéto-occipitale externe surviennent également des variations importantes, dues principalement à l'extension plus ou moins grande, vers l'avant, de l'opercule occipital, et donnant lieu à deux principales éventualités :

a. L'opercule occipital recouvre incomplètement les plis de passage externes. On observe alors des aspects multiples, traduisant l'état plus ou moins accentué de ce processus ; le deuxième pli de passage, partiellement superficiel, embrasse la terminaison de l'intrapariétal, mettant en relation le bras postérieur du pli courbe avec la région antéro-supérieure du lobe occipital, immédiatement au-dessus du *sulcus lunatus* ; il est limité en bas par un *prælunatus* généralement bien marqué, s'engageant sous le *sulcus lunatus* au niveau où celui-ci présente son maximum d'extension vers l'avant, et souvent surmonté par un petit sillon oblique en bas et en arrière. Chez *Cebus capucinus* L., où cette première modalité est la plus fréquente (je l'ai relevée 11 fois sur 14 hémisphères), il est intéressant de signaler le grand développement que prend la branche descendante du sillon



intrapariétal, atteignant parfois les dimensions de la branche ascendante.

b. L'opercule occipital recouvre complètement les plis de passage externes. Dans ce cas, souvent réalisé chez *Cebus apella* L., l'incisure pariéto-occipitale et la fente operculaire se réunissent superficiellement et dessinent un V majuscule ouvert en bas et en avant ; chez les Catarhiniens, la même disposition s'observe dans la famille des *Cercopithecidæ*, mais un détail les distingue des Platyrhiniens : tandis que chez ces derniers la ligne idéale unissant les deux extrémités du V passe au-dessus du point de jonction de la scissure de Sylvius avec le sillon parallèle elle passe nettement au-dessous chez les Catarhiniens (1) ; à proprement parler, on ne peut donc pas dire avec Elliot-Smith que, dans le genre *Cebus*, la scissure de Sylvius s'engage dans l'angle de l'intrapariétal.

En arrière du *sulcus lunatus*, le lobe occipital est toujours pauvre en sillons ; néan-

Fig. 14. — De haut en bas : face externe de l'hémisphère gauche chez *Cebus fatuellus* L., n° 1932-99 ; *C. capucinus* L., n° 1933-200 ; *C. apella* L., n° 1932-313 et *C. apella* L., n° 1933-567. — G. N.

(1) Rarement on relève un cas limite dans l'un ou l'autre groupe.

moins, le « sillon B » de KUKENTHAL et ZIEHEN était la plupart du temps présent, coiffant quelquefois l'extrémité supérieure du *sulcus lunatus* (*Cebus capucinus* L., nº 1913-355), mais généralement placé en haut et en arrière d'elle (*Cebus capucinus* L., nº 1932-438 ; *Cebus* sp., nº 1933-567) ; d'une manière exceptionnelle (*Cebus capucinus* L., nº 1933-200), il peut se dédoubler, réunissant sur le même hémisphère les deux orientations.

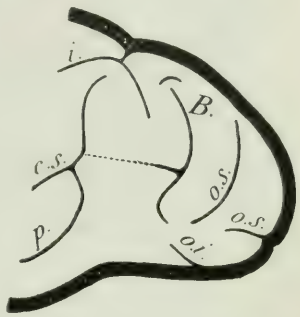


Fig. 15. — Région pariéto-occipitale externe gauche chez *Cebus fatuellus* L., nº 1938-170. — G. N.

D'autre part, le sillon occipital supérieur, que nous n'avions pas rencontré jusqu'à présent, se trouvait annoncé sur 9 hémisphères par sa branche inférieure, tantôt simple, décrivant à partir du pôle occipital une courbe à convexité supérieure, tantôt scindée en deux petites anfractuosités dont l'une encoche le bord postérieur de l'hémisphère.

Enfin, dans un cas tout à fait particulier (hémisphère gauche de *Cebus fatuellus* L., nº 1938-170), où, le deuxième pli de passage avait pris un développement considérable, la branche supérieure du sillon occipital supérieur était parfaitement indiquée, surmontant la branche inférieure.

En somme, dans le genre *Cebus*, et en mettant à part l'union, d'ailleurs simplement apparente, de la scissure de Sylvius et du sillon parallèle, la topographie de la région pariéto-occipitale externe oscille autour de deux types de description, ces deux types ayant déjà été mis en évidence chez *Brachyurus*, l'un comme schéma habituel, l'autre comme anomalie.

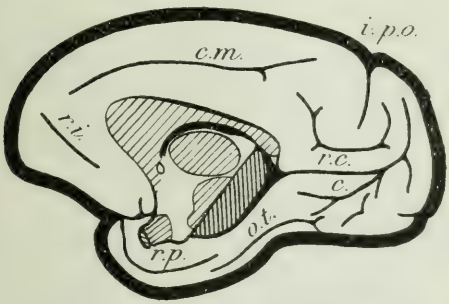


Fig. 15 *bis*. — Face interne de l'hémisphère droit chez *Cebus apella* L., nº 1932-313. — G. N.

La face interne offre des variations également sensibles, en particulier au niveau du sillon collatéral ; dédoublé le plus fréquemment, en collatéral proprement dit et occipito-temporal, comme je l'ai signalé plus haut, ce sillon présente alors deux tronçons, dont les extrémités en regard, séparées par un *gyrus* superficiel, tendent cependant à se rejoindre ; l'un des tronçons, pour y parvenir, émet parfois, vers l'autre, une petite branche collatérale ; lorsque le sillon collatéral paraît unique, un examen attentif montre qu'en réalité il est généralement possible de distinguer deux sillons, car l'occipito-temporal se continue en arrière, au delà du point de jonction, vers le sillon occipital inférieur, qu'il peut rejoindre à l'endroit où celui-ci contourne le bord inférieur de l'hémisphère ; ce n'est que d'une manière

assez rare que les deux sillons se prolongent directement l'un dans l'autre, comme chez *Brachyurus*.

Sur le reste de son parcours, le collatéral proprement dit ne présente pas d'intérêt particulier ; l'occipito-temporal, après avoir longé d'arrière en avant le bord postéro-inférieur du lobe temporal en décrivant une courbe, plus ou moins irrégulière mais toujours très accentuée, vient côtoyer la scissure rhinale postérieure et, exceptionnellement, peut l'atteindre superficielement près de son extrémité, ainsi que je l'ai noté sur un exemplaire de *Cebus apella* L. ; sur le *Cebus capucinus* L., n° 1933-200, l'occipito-temporal, développé d'une manière inhabituelle vers l'arrière, passait, des deux côtés, à la face externe du lobe occipital et venait s'unir à l'extrémité antérieure de l'occipital inférieur (Cf. fig. 14) ; l'hémisphère gauche du *Cebus apella* L., n° 1933-567, comporte une anomalie du même type, à laquelle se surajoute une allure assez curieuse de l'occipital inférieur : demeurant à forte distance du pôle occipital, dont il est séparé par un petit sillon rectiligne et par la concavité de la branche inférieure, rudimentaire, de l'occipital supérieur, ce sillon se poursuit vers l'avant jusqu'au voisinage du sillon parallèle.

La scissure paracalcarine offre également quelques modifications intéressantes ; souvent profonde sur tout son trajet vertical, elle masque alors complètement l'incisure pariéto-occipitale ; à sa partie inférieure, elle peut, ou non, s'unir au sillon subpariétal pour séparer l'un de l'autre les deux plis de passage pariéto-occipitaux internes de Gratiolet.

En résumé, le genre *Cebus* apparaît surtout remarquable par l'individualisation du *sulcus arcuatus* et la grande extension de l'opercule occipital. En se reportant à l'atlas de Jakob et Onelli (Taf. XLII, fig. 289-90), on reconnaîtra aisément, sous la fausse dénomination de *Mycetes niger*, un cerveau typique de *Cebus*.

Enfin le fœtus de *Cebus* sp. ? de nos collections, presque complètement lissencéphale, ne possédait à la face externe qu'une courte scissure de Sylvius, et, à la face interne, la scissure calcarine.

Genre *LAGOTHRIX*

Venant dans une description immédiatement après les cerveaux courts et globuleux du genre *Cebus*, le cerveau de *Lagothrix* attire l'attention dès le premier examen par sa forme allongée ; l'étude détaillée de sa morphologie, ainsi que nous allons le voir, ne fait que souligner ces divergences en montrant que les plissements sont disposés suivant un ordre assez différent. La face externe se trouve partagée par le sillon central en deux parties, au niveau desquelles les sillons se trouvent très inégalement distribués : la première, antérieure, en est très peu pourvue : le lobe frontal ; la seconde, postérieure, est au contraire très plissée : la région pariéto-temporo-occipitale.

Le *sulcus rectus*, ici très coudé malgré son nom, se continue en arrière

par un *sulcus arcuatus* assez spécial, dont il est bon de détailler la morphologie : la partie antérieure de sa branche horizontale, en partie confondue avec le *sulcus rectus*, n'est pas ordinairement identifiable ; il est impossible de repérer avec exactitude l'endroit jusqu'où elle se poursuit vers l'avant ; toutefois, si l'on écarte les lèvres de ces deux fissures, l'examen de l'aspect profond peut apporter à ce point de vue quelques renseignements précieux en montrant, dans les cas favorables, qu'un *gyrus* transversal s'intercale entre *rectus* et *arcuatus* et que ceux-ci doivent le chevaucher pour se fusionner en surface ; sur l'hémisphère gauche de *Lagothrix lagotrica* H. n° 1931-628, ils sont même complètement séparés par ce gyrus profond reproduit figures 33, bien que, par leur allure superficielle, ils semblent en parfaite continuité l'un avec l'autre ; des variantes du même ordre ont été relevées par J. H. F. Kohlbrugge en 1903 chez le Semnopithèque.

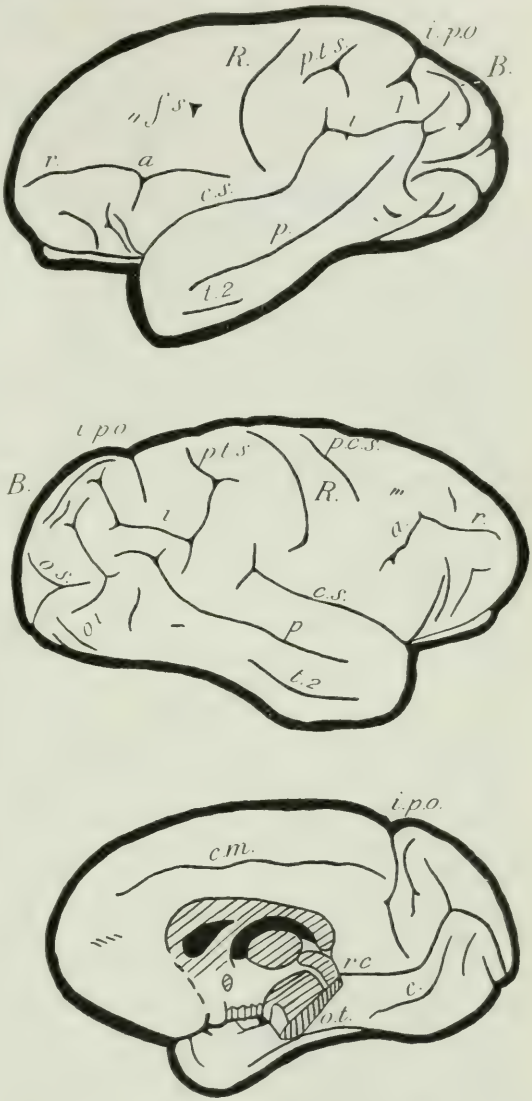


Fig. 16. — *Lagothrix lagotrica* H. ; de haut en bas : face externe de l'hémisphère gauche du n° 1932-98 ; face externe de l'hémisphère droit du n° 1932-130 ; face interne de l'hémisphère droit du n° 1929-177. — G. N.

La partie postérieure de la branche horizontale, oblique en bas et en arrière, possède un trajet généralement bref, demeurant à une grande distance de l'extrémité inférieure du sillon central, en direction de laquelle elle s'était orientée. La branche verticale, qui indique sa limite antérieure, est presque toujours présente, longeant le versant postérieur du rebord sourcilier sur une longueur plus ou moins grande ; elle peut n'être représentée, cependant, que par une anfractuo-

sité très courte ou une simple dépression. D'une manière exceptionnelle (hémisphère gauche de *Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-623), l'*arcuatus* entier peut paraître complètement absent, le *sulcus rectus* épousant alors la forme du rebord sourcilier, comme chez *Alouatta* ; il est admis de considérer que, dans ce cas, les deux sillons existent l'un et l'autre, mais sont confondus.

Sur le reste de son étendue, le lobe frontal présente un aspect capitonné dû à la présence de sillons rudimentaires : le sillon frontal supérieur, d'as-

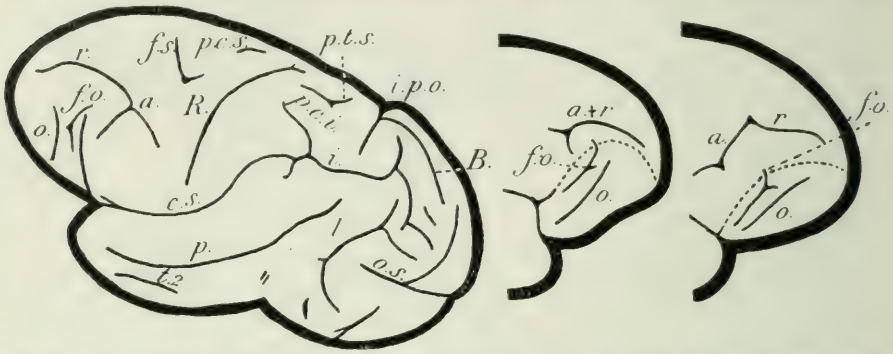


Fig. 17. — *Lagothrix lagotrica* H. ; de gauche à droite : face externe de l'hémisphère gauche du n° 1929-177 ; lobule orbitaire droit des n°s 1932-130 et 1929-177. — G. N.

pect et d'orientation variables, est à peu près constant, surmontant la branche postérieure de l'*arcuatus* ; une dénivellation, située au-dessus du *sulcus rectus*, annonce souvent son extrémité antérieure ; le précentral supérieur, encore plus sommaire, peut exceptionnellement rejoindre le frontal supérieur, l'ensemble venant s'adosser au sillon central.

Le lobule orbitaire est caractérisé par une tendance de ses sillons beaucoup moins fréquente que dans les genres *Cebus* et *Brachyurus* à former un H majuscule ; cette disposition, je ne l'ai notée en effet qu'une seule fois sur 20 hémisphères, si bien qu'en règle générale on peut dire que les deux branches longitudinales de l'H sont absolument indépendantes l'une de l'autre. D'autre part, l'orbitaire externe, très arqué, encoche de bas en haut le rebord sourcilier, gagnant ainsi la face externe proprement dite du lobe frontal, ce qui lui vaut à partir de ce stade le nom de sillon fronto-orbitaire.

La région temporo-pariéto-occipitale est pourvue d'un grand nombre de plissements, ne rappelant guère ceux du genre *Cebus*, et l'on est tenté de penser tout d'abord que l'on est en présence d'un plan entièrement nouveau. Cependant, l'un des caractères fondamentaux de cette configuration s'était déjà rencontré chez *Saïmiri* et *Alouatta* : la scissure de Sylvius et l'intrapariétal se rejoignent superficiellement ; d'autre part, le pli courbe, axé sur le sillon parallèle, est immédiatement reconnaissable, nous permettant de situer au-dessus de lui l'incisure pariéto-occipitale, et, en arrière de lui, le *sulcus lunatus*, le sillon occipital supérieur et le « sillon B » de Kükenthal et Ziehen, précédemment étudiés. Nous possédons par

conséquent les principaux points de repère sur lesquels doit s'appuyer notre description ; mais ces divers éléments affectent une orientation tellement singulière qu'il est indispensable de les examiner de nouveau un à un, en indiquant tous leurs rapports, pour pouvoir espérer, dans un chapitre ultérieur, les interpréter de façon satisfaisante.

Coudée dans sa partie moyenne, en regard de l'extrémité inférieure du sillon central, la scissure de Sylvius se divise en deux segments, l'un tendant à l'horizontale et répondant en avant et en haut au lobe frontal, l'autre tendant à la verticale et répondant en avant au lobe pariétal ; elle forme ainsi, dans son ensemble, un angle obtus ouvert en haut et en avant que nous retrouverons chez *Eriodes* et *Ateles* ; le sommet de cet angle est indiqué sur le versant postérieur de la scissure par le sillon temporo-pariétal supérieur ; le sillon parallèle qui reproduit, plus ou moins fidèlement, cette angulation peut porter, bien qu'assez rarement, un sillon semblable à son versant postérieur.

Le sillon intrapariétal offre, avec la terminaison de la scissure de Sylvius, des rapports de contiguïté très étroits ; superficiellement, les deux anfractuosités sont souvent confondues, mais l'on constate aisément, en écartant leurs lèvres, qu'un important gyrus profond les sépare ; l'intrapariétal donne là, à sa naissance, deux courtes branches, l'une ascendante, située en plein lobe pariétal, l'autre descendante, entamant le bras antérieur du pli courbe ; puis, après s'être dirigé directement en arrière, il se redresse brusquement vers le bord supérieur de l'hémisphère pour constituer un important sillon occipital transverse ; du fait que ce dernier est souvent bifide, il est préférable de ne pas attribuer au sillon intrapariétal une forme

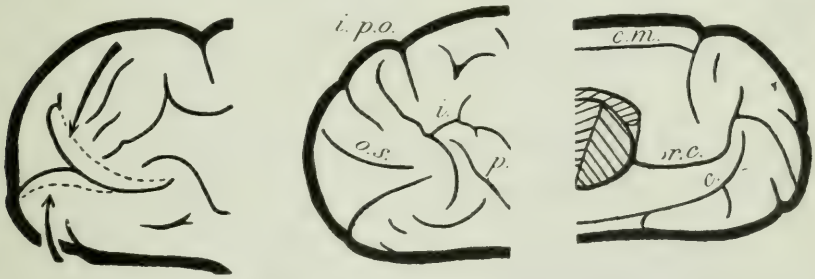


Fig. 18. — *Lagothrix lagotrica* H. ; de gauche à droite : région pariéto-occipitale externe droite des nos 1932-329 et 1931-623 ; région pariéto-occipitale interne droite du no 1931-628. — G. N.

généralement triradiée, bien que G. Elliot-Smith ait relevé cette disposition sur l'exemplaire qu'il a figuré dans son fameux catalogue de 1902. Le postcentral supérieur, simple ou plus volontiers triradié, surmonte l'extrémité antérieure de l'intrapariétal.

Le pli courbe est profondément modifié par rapport à ce qu'il était dans le genre *Cebus* : au lieu d'accompagner en effet l'intrapariétal jusqu'au bord supérieur de l'hémisphère, il se trouve considérablement déporté en bas et en arrière, en même temps que ses deux bras, réduits à l'extrême,

ne forment plus de part et d'autre du sillon parallèle que deux simples bourrelets, dont l'exiguïté avait déjà frappé Gratiolet.

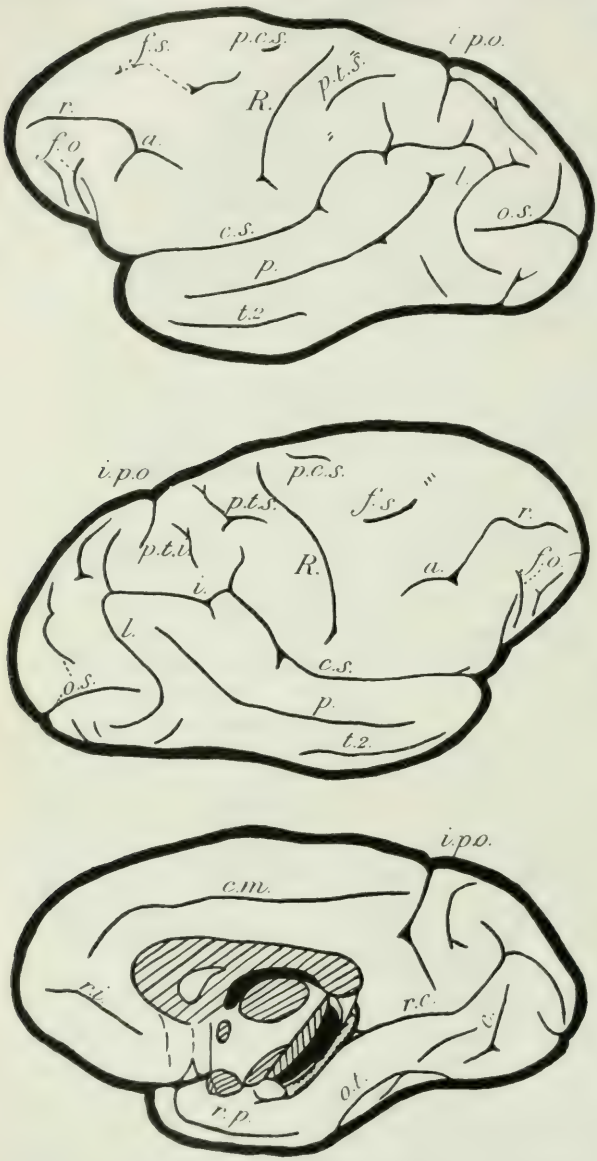


Fig. 19. — *Lagothrix lagotrica* H., n° 1933-317 ; de haut en bas : face externe de l'hémisphère gauche ; face externe de l'hémisphère droit ; face interne de l'hémisphère droit. — G. N.

Le *sulcus lunatus*, très fortement convexe en avant, s'est également abaissé ; entre lui et le sillon occipital transverse s'interpose toujours, profond ou superficiel, le second pli de passage pariéto-occipital externe. En arrière, le lobe occipital est parcouru à sa partie supérieure par un « sillon B » bien marqué, parfois même double (*Lagothrix lagotrica* H., n° 1932-130), puis, au-dessous, par une importante fissure triradiée venant s'engager en avant dans l'arc que dessine le *sulcus lunatus* ; c'est le sillon occipital supérieur dans sa forme typique, en Y majuscule ; sa branche supérieure trace une large courbe couverte en haut et en avant, tandis que l'inférieure courbée en sens inverse, passe à la face interne de l'hémishpère au niveau du pôle occipital et remonte très fréquemment le long du rameau inférieur de bifurcation de la scissure calcarine, produisant en regard de son extrémité un petit élément compensateur (*Lagothrix lagotrica* H., n° 1929-177) ; parfois, les deux branches de l'occipital supérieur, après s'être rapprochées dans leur partie moyenne, poursuivent leur trajet parallèlement l'une à l'autre, demeurant ainsi

indépendantes (*Lagothrix lagotrica* H., nos 1932-98 et 1931-623). Le sillon occipital inférieur perd de son importance dans le genre *Lagothrix*, en même temps qu'il prend une orientation nouvelle : on le rencontre au-dessous du *sulcus lunatus*, dont il embrasse l'extrémité inférieure dans une concavité ouverte directement en haut ; fréquemment partagé en deux en regard de la terminaison du *sulcus lunatus*, il délimite comme précédemment, par son segment antérieur, les versants adjacents des deux plis de passage temporo-occipitaux de Gratiolet ; son segment postérieur, très variable, répond en arrière à l'occipito-temporal, dont il est quelquefois séparé par une petite fissure compensatrice. Le lobe temporal, rétréci au niveau de l'angle sylvien, s'élargit légèrement vers le bas, où le sillon temporal moyen vient déborder largement en avant le sillon parallèle, en direction du pôle temporal.

Si maintenant, après avoir mis en place, dans leurs rapports les uns avec les autres, ces différents plissements et anfractuosités, nous les considérons, non plus successivement mais dans l'ensemble qu'ils composent, nous remarquons, en les comparant au stade *Cebus*, que les changements qu'ils ont subis dans leur situation et leur orientation sont solidarisés par un important trait commun : *tous se sont écartés de l'incisure pariéto-occipitale.* Et, si notre attention se porte alors à ce niveau, nous voyons, en effet, qu'il s'est produit là un phénomène du plus grand intérêt : le premier pli de passage externe, qui était pour ainsi dire nul dans le genre *Cebus* et relégué dans la profondeur, a brusquement pris une extension surprenante. Centré sur l'incisure pariéto-occipitale, il s'étale superficiellement sur la moitié, ou presque, de la hauteur totale de l'hémisphère. Par son énorme volume, par son influence sur les autres plissements qu'il semble refouler tout autour de lui, c'est donc lui qui constitue l'élément vraiment nouveau de la région pariéto-temporo-occipitale de *Lagothrix* et qui la caractérise au premier chef. La curieuse disposition de cette portion du néopallium se montre ainsi, quoi qu'en aient dit plusieurs auteurs en alléguant son instabilité, parfaitement ordonnée et compréhensible, à condition de tenir compte de ces remarques fondamentales. Ce n'est qu'en considérant séparément le genre *Lagothrix*, ou un nombre trop restreint de Singes Platyrhiniens, qu'elle peut à première vue passer pour obscure, les possibilités de comparaison — et par suite de compréhension — étant alors insuffisantes.

Telle est l'idée que l'on peut se faire de cette région après l'avoir étudiée sur des exemplaires qui ne s'écartent pas sensiblement du type moyen ; mais, à côté de ceux-ci et fournissant les anomalies les plus diverses, un certain nombre de spécimens atypiques se rencontrent inévitablement lorsque l'on a affaire, comme dans le cas présent, à une série importante (22 hémisphères); je passerai brièvement en revue ces aspects moins fréquents, en les groupant en deux catégories suivant le territoire qu'ils intéressent plus particulièrement ; j'envisagerai ainsi successivement :

a. Les variations du pli courbe et des plis de passage pariéto-occipitaux ;

b. Les variations de l'opercule occipital et des sillons qui lui sont annexés ;

a. Le premier pli de passage pariéto-occipital externe, habituellement adossé au bras ascendant du pli courbe, se met quelquefois en relation avec son sommet, qu'il repousse directement en bas et non plus en bas et en arrière ; ce dernier, dans cette éventualité, ou bien conserve à peu près son allure normale (*Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-623), ou bien s'aplatit de haut en bas, et le sillon parallèle, subissant le contre-coup de ce processus, s'élargit et se bifurque même à son extrémité supérieure (*Lagothrix lagotrica* H., n° 1932-130, hémisphère droit). Le second pli de passage externe, profond dans les deux tiers des cas, peut être partiellement ou même entièrement superficiel (1) ;

b. Le *sulcus lunatus* étant ordinairement déplacé en bas et en arrière pour ne plus exister, parfois, que sur la moitié inférieure du lobe occipital, l'opercule occipital, de ce fait, se trouve réduit dans les mêmes proportions ; sur l'hémisphère gauche de l'exemplaire n° 1929-177, il offre son maximum de régression, ceci étant en corrélation, il est bon de le souligner, avec le grand développement de l'occipital supérieur ainsi que du second pli de passage externe, entièrement superficiel. Le « sillon B » est très polymorphe ; simple ou double, comme je l'ai déjà dit, il peut occuper toutes les situations possibles entre les orientations transversale, typique, et sagittale ; ces variations s'expliquent du fait que, surmontant le second pli de passage qui peut être entièrement profond, entièrement superficiel (bien qu'exceptionnellement), ou enfin en position intermédiaire, il se trouve placé là dans une zone singulièrement instable. L'occipital supérieur, que j'ai rencontré sous sa forme typique dans 14 hémisphères sur 22, ne possède pas toujours une branche supérieure profondément creusée, comme on l'observe couramment ; elle est quelquefois très courte et peu profonde (hémisphère droit de l'exemplaire 1933-317), ou scindée en deux portions partiellement superposées.

Signalons en terminant la disposition tout à fait curieuse de l'intrapariétal sur l'hémisphère gauche de l'exemplaire n° 1932-130 ; le gyrus habituellement profond, qui le sépare de la scissure de Sylvius, s'est complètement étalé, repoussant vers l'arrière les deux branches qu'il présente à ce niveau (2) ; la branche supérieure de bifurcation se confond à son extrémité avec l'un des trois rameaux du sillon post-central supérieur ; il en résulte que le premier pli de passage pariéto-occipital externe se trouve complètement entouré par une anfractuosité continue.

(1) Sur un total de 22 hémisphères, je l'ai trouvé 13 fois entièrement profond, 7 fois entièrement superficiel et dans une position intermédiaire dans les 2 autres cas.

(2) De même qu'il refoule vers l'avant l'extrémité de la scissure de Sylvius, qui devient elle-même bifide.

Entre ces deux régions, frontale et pariéto-temporo-occipitale, si éloignées l'une de l'autre par le degré de différenciation de leur topographie descend le sillon central ; à peu près uniformément convexe vers l'avant dans son ensemble, il atteint en bas la hauteur de l'angle sylvien, en direction duquel, brusquement, il se recourbe en crochet à la fin de son parcours ; c'est là une disposition que nous n'avions pas relevée chez les Platyrhiniens inférieurs et qui persistera dans les genres *Eriodes* et *Ateles*.

La configuration de la face interne s'est également profondément modifiée : l'incisure pariéto-occipitale, devenue extrêmement profonde, se trouve toute proche du sillon calloso-marginal ; elle l'atteignait même superficiellement sur les deux hémisphères de *Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-628 ; elle se dirige en bas, décrivant une courbe à concavité postérieure ou, quelquefois, un angle véritable ; accompagnée sur une partie de son trajet par la scissure paracalcarine, elle se poursuit au delà pour n'être plus séparée de la calcarine que par le *gyrus cunei* : le premier pli de passage pariéto-occipital interne a donc complètement disparu ; l'absence du sillon subpariétal est pour ainsi dire de règle, ce sillon n'étant indiqué, dans les cas exceptionnels où il existe, que d'une manière sommaire. Les branches de bifurcation de la scissure calcarine offrent, au point de vue de leur longueur, une disposition inverse de celle qu'elles présentaient dans les genres *Brachyurus* et *Cebus* : tandis que la supérieure est ici très courte, l'inférieure, très allongée, côtoie pour un temps le bord supérieur du lobe occipital ; puis, l'échancrant au-dessus de la branche inférieure du sillon occipital supérieur, qui, nous l'avons vu, devient interne à sa terminaison, elle empiète quelque peu sur la face externe de l'hémisphère. Le collatéral, toujours maintenu à distance de la scissure calcarine par un gyrus superficiel, descend obliquement vers le lobe temporal, escorté ou non, dans la concavité qu'il forme, d'une petite fissure de signification imprécise ; il émet parfois, par sa lèvre inférieure, une courte branche collatérale pouvant aller se terminer à la face externe ; l'occipito-temporal longe le bord inférieur de l'hémisphère depuis un point variable, en arrière, le plus souvent situé sur la face externe et répondant au sillon occipital supérieur, au niveau où les deux branches de celui-ci viennent de se réunir, jusqu'à la hauteur du lobe piriforme, en avant ; par sa partie moyenne, il peut donner un petit rameau qui, se portant en dehors, encoche le lobe temporal à sa base.

Dans le genre *Lagothrix*, en définitive, nous nous trouvons en présence d'un type de cerveau assez particulier ; la région pariéto-occipitale externe, principalement, déconcerte à première vue par ses plissements excessivement compacts et sinueux, où l'on éprouve une peine d'autant plus grande à identifier les divers éléments que ceux-ci varient d'un individu à l'autre et, sur le même individu, d'un hémisphère à l'autre. Telle est l'instabilité topographique bien connue du cerveau des Platyrhiniens supérieurs, que nous allons retrouver, à un degré encore plus marqué, dans les genres *Eriodes* et *Ateles*.

Genre *ERIODES* (= *Brachyteles*)

Le seul exemplaire d'*Eriodes arachnoïdes* E. Geof., dont j'ai pu disposer et qui se trouvait d'ailleurs en assez mauvais état, ne me permet pas de formuler de conclusions bien fermes sur le type morphologique du cerveau dans le genre *Eriodes*; pour la plupart des autres genres de Singes Platyrhiniens, il m'a généralement été possible, étant donnée l'étendue de nos collections, d'isoler un type moyen et d'en exposer les caractéristiques ; dans le cas présent, par contre, faute de pièces anatomiques, je dois me contenter d'une simple description de l'*Eriodes arachnoïdes* E. Geof., n° 1880-1524, en indiquant éventuellement les rapprochements qu'elle me suggère.

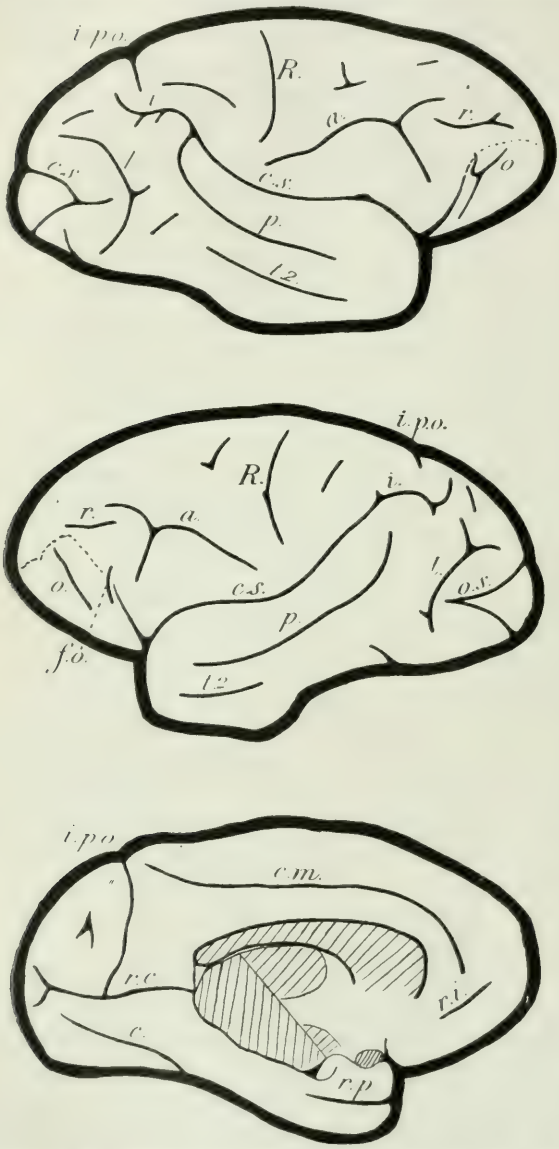


Fig. 20. — *Eriodes arachnoïdes* E. Geof., n° 1880-1524 ; de haut en bas : face externe de l'hémisphère droit ; face externe de l'hémisphère gauche ; face interne de l'hémisphère gauche. (G. N.)

Au lobe frontal, bien plus que l'aspect bifurqué du *sulcus rectus* sur l'hémisphère droit, la présence d'un précentral supérieur bilatéral bien apparent et, du côté droit, celle d'une ébauche probable de frontal supérieur, le fait saillant me semble être fourni par les rapports nouveaux de l'*arcuatus* qui, complètement dégagé en avant de ses connexions avec le *sulcus rectus*, s'étend très loin en arrière, par la partie postérieure de sa branche horizontale, dans l'angle

sylvien, où il vient côtoyer l'extrémité inférieure du sillon central ; dans le genre *Lagothrix* au contraire, l'*arcuatus* se confondait en avant avec le *rectus*, et dans le genre *Cebus*, malgré son individualisation toujours nette, la partie postérieure de sa branche horizontale demeurait toujours rudimentaire.

En ce qui concerne la région pariéto-occipitale, on note, d'un hémisphère à l'autre, des différences assez sensibles ; à gauche, la disposition d'ensemble reproduit à peu près celle de *Lagothrix*, en mettant à part l'allure générale du pli courbe dont les deux bras sont presque transversaux et la situation exceptionnellement élevée du second pli de passage de Gratiolet ; à droite, en dehors de ces particularités, on constate que le sillon parallèle, fortement recourbé vers l'avant par sa partie supérieure, rejoint superficiellement la scissure de Sylvius; dans le genre *Cebus*, nous avions rencontré d'une manière constante des rapports aussi étroits entre ces deux anfractuosités ; mais ici c'est le parallèle qui est repoussé vers l'avant, et c'est par son extrémité qu'il entre en contact avec la scissure de Sylvius ; d'autre part, *Eriodes* possède toujours un complexe sylvio-intrapariétal, comme *Nyctipithecus*, *Saïmiri*, *Alouatta* et *Lagothrix*, si bien que, en atteignant la scissure sylvienne, le parallèle annule du même coup le bras antérieur du pli courbe, toujours fort développé chez *Cebus*.

On relève également, à la face interne, plusieurs détails intéressants : l'état sommaire des branches de bifurcation de la scissure calcarine ; l'instabilité du collatéral déjà observée à plusieurs reprises : très court à droite, il se prolonge à gauche jusqu'à la base du lobe piriforme ; mais surtout, l'importance extrême que prend l'incisure pariéto-occipitale : rejoignant en bas la scissure calcarine sur les deux hémisphères, elle supprime entièrement les deux plis de passage internes, dont le premier seulement avait disparu chez *Lagothrix*. A la face interne du lobe frontal, un sillon rostral interne est présent sur l'hémisphère gauche.

On peut donc dire que la topographie néopalléale de *Eriodes arachnoïdes*, n° 1880-1524, respecte le plan général de celle de *Lagothrix*; on doit reconnaître cependant qu'elle s'en écarte par la morphologie de l'*arcuatus* ; nous allons voir précisément que, par ce caractère, *Eriodes* se rapproche du genre *Ateles*, ce qui confirmera les conclusions auxquelles ont généralement mené les recherches sur d'autres organes ; on se rappellera à ce sujet qu'E. Geoffroy considéra tout d'abord *Eriodes* comme un espèce d'*Ateles* (*Ateles arachnoides*), et que Zuckerkandl décrivit sous ce nom les plissements de son cerveau en 1901.

Genre *ATELES*

Avec l'Atèle nous abordons les formes les plus évoluées du cerveau chez les Singes Platyrhiniens ; on ne note pas, entre les principales espèces de ce genre, de différences notables, ou, plus exactement, les variations individuelles sont aussi grandes que les variations spécifiques. Pour ce motif, je pense qu'il n'y aurait aucun intérêt à les décrire les unes après les autres

et qu'il est préférable d'esquisser les traits d'un type moyen, en relatant toutes les modifications qu'il peut présenter ; je ferai toutefois exception pour l'Atèle de GEOFFROY, qui, seul, s'écarte assez sensiblement des espèces voisines.

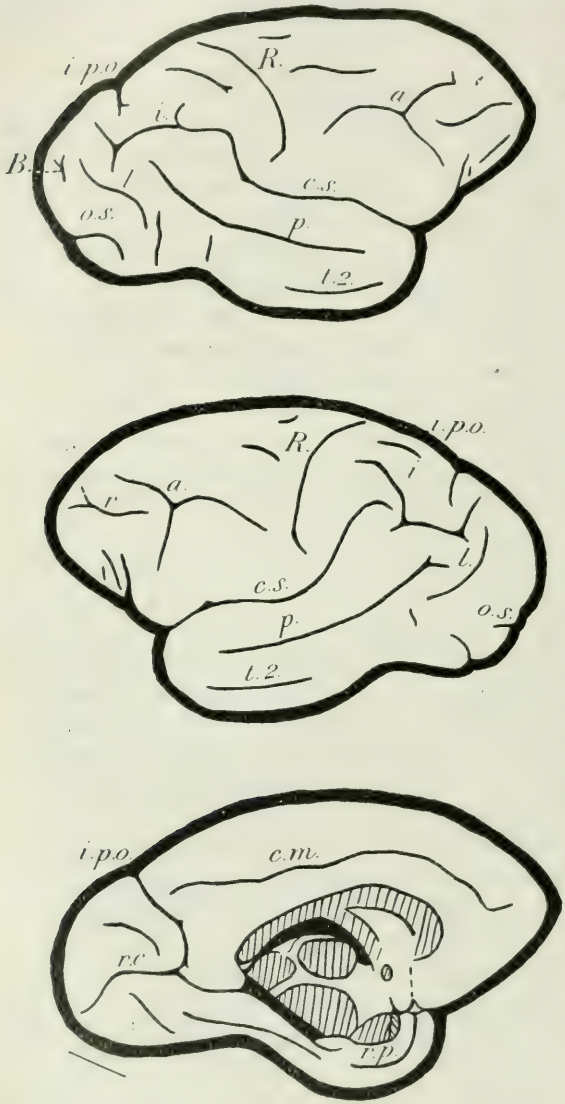


Fig. 21. — *Ateles Geoffroyi* K., nº 1934-3 : de haut en bas : face externe de l'hémisphère droit ; face externe de l'hémisphère gauche ; face interne de l'hémisphère gauche. — G. N.

Ateles Geoffroyi K., nº 1934-3.

Les plissements de l'Atèle de GEOFFROY affectent une disposition assez simple, certains sillons apparaissant moins développés que chez l'Ériode ou que chez plusieurs des *Lagothrix* étudiés ; il est même arrivé que des auteurs, et encore tout récemment C. J. CONNOLLY (1936), aient rapproché son cerveau de celui d'*Alouatta*, en raison, notamment, de l'orientation de son *sulcus lunatus* ; un tel rapprochement ne se justifie que dans une certaine mesure, comme le feront ressortir, je crois, la description suivante et, dans un chapitre ultérieur, son interprétation ; nous verrons, du reste, dans un instant, l'origine possible de cette erreur ; il n'empêche que, par son néopallium, *Ateles Geoffroyi* K. est incontestablement le plus primitif des Atèles, et c'est pourquoi je l'envisagerai ici à part.

A la face externe, le lobe frontal possède la même caractéristique essentielle que chez l'Ériode d'avoir un *sulcus arcuatus* très long voisinant en arrière avec l'extrémité inférieure du sillon central ; deux petits éléments sagittaux, placés au-dessus de lui, annoncent le précentral supérieur et le

frontal supérieur. La région pariéto-occipitale offre, d'un hémisphère à l'autre, un certain nombre de points communs, parmi lesquels il faut signale le complet épanouissement en surface du second pli de passage ; l'exemplaire figuré par CONNOLLY laisse supposer cependant que cette propriété n'est pas constante dans l'espèce *A. Geoffroyi*. Le sillon occipital supérieur est surtout représenté des deux côtés par sa branche inférieure ; au-dessus et en avant de lui, s'étend un *sulcus lunatus* en forme d'S italique à droite et très court à gauche, où il dessine une faible concavité ouverte en haut et en avant. Le gyrus qui sépare l'intrapariétal de la scissure de Sylvius est profond à droite, tandis que, superficiel à gauche, il fait prendre à l'intrapariétal une forme en *x* minuscule, dont les deux cornes supérieures sont très longues, tandis que la corne postéro-inférieure, qui constitue l'axe du deuxième pli de passage, émerge à peine de la profondeur du sillon.

La face interne montre l'absence bilatérale de plis de passage, due à la grande extension, en longueur et en profondeur, de l'incisure pariéto-occipitale ; l'absence de subpariétal ; enfin, à droite, les dimensions très restreintes du collatéral, qui demeure distant à la fois de la scissure calcarine en haut et, en bas, d'une petite branche transversale qu'émet vers lui l'occipito-temporal.

Ainsi l'Atèle de GEOFFROY présente avec les Ériodes de nombreux points de ressemblance qui laissent au second plan les traits qu'on peut être tenté, à prime abord, de prendre pour rudimentaires ; tout en étant peu évolué pour un Atèle, il réunit déjà, en réalité, les principales particularités de ce genre, qui, on le sait, occupe le rang le plus élevé parmi les Singes Platyrhiniens.

Quant à la fausse interprétation de certains auteurs, il est très possible qu'elle vienne de ce que l'atlas fondamental de RETZIUS, qu'on ne peut manquer de consulter pour un travail sur le cerveau des Singes, comporte malheureusement une erreur utile à relever : sous le nom d'*Ateles Geoffroyi*, RETZIUS reproduit, table V, figure 1-7, un cerveau qui ne présente pas la moindre trace de *sulcus arcuatus*, ni d'incisure pariéto-occipitale ; on remarque, d'autre part, en corrélation avec l'aspect effilé du lobe occipital, la situation postéro-inférieure — et non inférieure — du cervelet. Ces indications de base suffisent à orienter le diagnostic différentiel : il ne peut s'agir, comme CONNOLLY, justement surpris de cette allure profondément atypique (1), en avance l'hypothèse, d'un cerveau de sujet jeune, car le cerveau de l'Atèle jeune est seulement une réplique schématique de celui de l'Atèle adulte, mais bien d'un cerveau d'*Alouatta*. En étudiant d'ailleurs les sillons un à un, on constatera facilement que pas un seul ne possède les caractères ni les rapports particuliers du genre *Ateles* ; que tous au contraire sont bien spécifiques d'*Alouatta* ; on pourra, du reste, s'en rendre compte en comparant ce spécimen avec ceux qui sont figurés dans le présent ouvrage, ou même avec celui que RETZIUS a représenté à la table II (fig. 8-14) de son recueil.

(1) C. J. CONNOLLY, 1936, p. 327 : « RETZIUS gives, figures (Taf. V, 1-7) of *Ateles Geoffroyi* which are quite unlike our specimens. It may be that of a very young specimen. »

Ateles paniscus L.
Ateles Belzebuth E. Geof.
Ateles ater F. Cuv.
Ateles melanochir Desm.

Des quinze hémisphères d'*A. paniscus* L., *A. Belzebuth* Geof., *A. ater* F. Cuv. et *A. melanochir* Desm., que j'ai examinés, il ne s'en trouve pas deux qui puissent exactement se superposer par leur morphologie externe ; les variations que j'ai notées permettent néanmoins, par leur nombre même, de dégager les grandes lignes de la topographie néopalléale de l'Atèle et de concevoir, par conséquent, un type moyen.

A la face externe, le lobe frontal attire immédiatement l'attention par l'extension remarquable que prend le segment postérieur de la branche horizontale de l'*arcuatus* ; se portant en arrière et en bas vers le sommet de l'angle sylvien, elle dépasse le niveau de l'extrémité inférieure du sillon central, qu'elle effleure au passage; cette disposition, qui se trouvait amorcée chez *Eriodes*, ne se rencontre typiquement que dans le genre *Ateles*. Le *sulcus rectus*, par son extrémité postérieure relevée vers l'*arcuatus*, rappelle aussi celui d'*Eriodes* ; il semble également bifurqué vers l'avant, mais on aperçoit en réalité un gyrus très net séparant le rectus

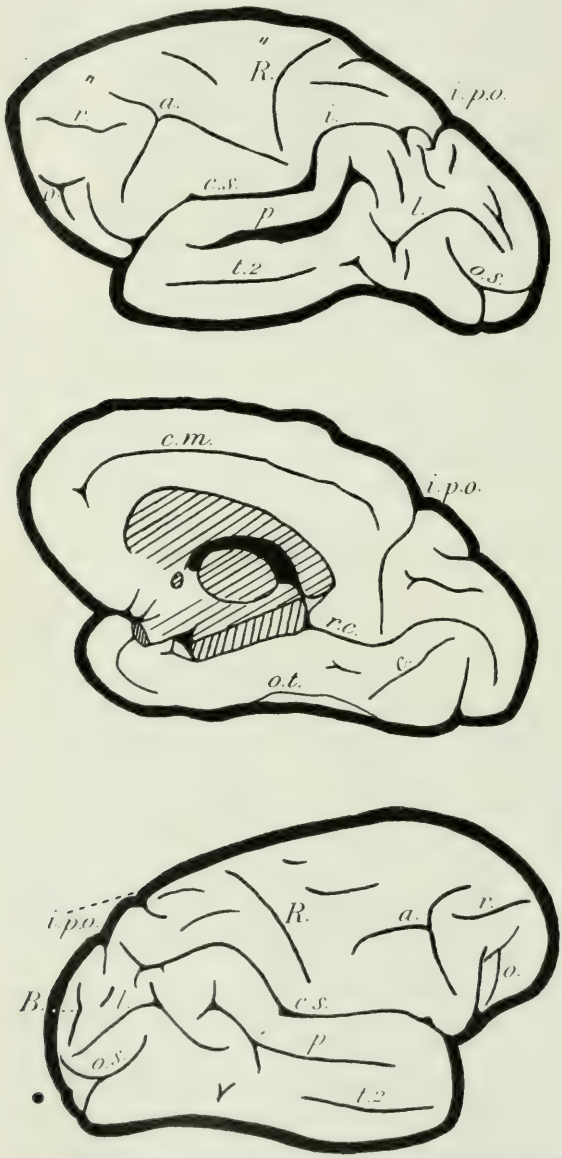


Fig. 22. — *Ateles paniscus* L. ; de haut en bas : face externe de l'hémisphère gauche ; face interne de l'hémisphère droit du n° 1931-603 ; face externe de l'hémisphère droit du n° 1299-38. — G. N.

proprement dit de sa branche supposée de bifurcation supérieure; celle-ci, compte tenu de ses rapports chez les autres spécimens, doit probablement être considérée comme un sillon frontal indépendant du *sulcus rectus*. Le reste du lobe frontal, par son aspect primitif, offre un contraste avec les éléments précédents, malgré la présence du sillon frontal supérieur ; l'opposition se révèle encore plus frappante dès que l'on considère, au delà du sillon central, les méandres de la région pariéto-occipitale. La scissure de Sylvius, coudée presque à angle droit dans sa partie moyenne, y pénètre par son tiers supérieur, s'unissant en surface au sillon intrapariétal. La même angulation se produisant au niveau du sillon parallèle, les deux bras du pli courbe s'élèvent, à peu près verticaux, vers le bord mésial de l'hémisphère et se rejoignent finalement pour former le sommet du pli courbe ; par sa situation au centre de la région à décrire, celui-ci revêt une grande importance : c'est autour de lui que se répartissent, plus ou moins concentriquement disposées, les diverses fissures. Remarquons de plus que, largement déployée à sa partie supérieure, la région pariéto-occipitale s'étrangle vers le bas, entre le sommet de l'angle sylvien d'une part et, de l'autre, le *sulcus lunatus* et la portion antérieure, encore persistante, du sillon occipital inférieur ; ainsi comprise, cette partie du néopallium apparaît comme une bourse renflée à sa base et resserrée à hauteur du collet ; d'avant en arrière, on y rencontre trois territoires d'allure différente :

a. Entre le sillon central et le sillon intrapariétal, une zone triangulaire à sommet inférieur, dont l'élément essentiel est le premier pli de passage externe ; axé sur une incisure pariéto-occipitale obliquement dirigée en bas et en avant et relativement courte par rapport à celle de *Lagothrix*, il se trouve contourné : en avant, par les rameaux supérieur et inférieur d'un précentral supérieur triradié ; en bas, puis en arrière, par l'intrapariétal et le sillon occipital transverse.

b. Entre le sillon intrapariétal et le *sulcus lunatus*, s'étendant du sommet du pli courbe au bord mésial de l'hémisphère, un étroit espace allongé de haut en bas et d'arrière en avant, où apparaît le deuxième pli de passage ; les deux bras de ce dernier, incomplètement limités par deux sillons dont l'antérieur, très court et peu profond, n'est autre que le *prælunatus*, se repliant de part et d'autre de la petite branche collatérale inférieure que fournit l'intrapariétal avant de se continuer par l'occipital transverse. Le *sulcus lunatus*, qui borde en arrière et en bas ce second territoire, offre à considérer deux segments de forme et d'orientation dissemblables :

— l'un supérieur, sensiblement rectiligne, remonte presque jusqu'au bord supérieur du lobe occipital ; il répond en avant et en haut à un sillon compensateur qui, lui, se prolonge sur la face interne et le sépare de l'occipital transverse ;

— l'autre inférieur, très fortement concave en arrière, dessine l'aspect typique, en croissant, du *sulcus lunatus* ; son extrémité est en rap-

port, par l'intermédiaire du sillon occipital inférieur, devenu sommaire comme je l'ai déjà indiqué, avec le bord inférieur du lobe occipital.

c. En arrière du *sulcus lunatus* s'étend le sillon occipital supérieur ; ses deux branches sont profondément imprimées dans l'écorce occipitale ; la branche inférieure se termine à la face interne en venant s'insinuer entre le collatéral et le rameau inférieur de bifurcation de la scissure calcarine.

La plupart des caractères de la face interne font penser à *Lagothrix* et à *Eriodes* : l'importance de l'incisure pariéto-occipitale, faisant disparaître le pli de passage supérieur et réduisant considérablement l'inférieur, au point, assez souvent, de le supprimer en surface ; l'exiguïté du rameau supérieur de la scissure calcarine, parfois, du reste, complètement absent ; l'absence du subpariétal, enfin la brièveté du sillon collatéral proprement dit. On notera toutefois que les rapports de l'incisure pariéto-occipitale avec le sillon calloso-marginal deviennent ordinairement plus étroits que dans ces deux genres ; dans le cas présent, ils sont même superficiellement confluents, le gyrus qui les sépare profondément ne s'apercevant qu'en écartant fortement leurs lèvres.

Le lobule orbitaire, moins excavé que chez *Lagothrix* et surtout chez *Cebus*, est parcouru par un sillon à trois branches égales, antérieure, postérieure et externe ; cette dernière, ou sillon fronto-orbitaire, se poursuit en dehors jusqu'au rebord sourcilier.

Tel se présente donc le type moyen ; les écarts individuels auxquels il donne lieu sont fort nombreux ; on peut s'en rendre compte par les figures ci-contre, qui font voir entre autres les variations de l'*arcuatus*, avec l'absence éventuelle du segment antérieur de sa branche horizontale (*A. melanochir* Desm. n° A-5004, hémisphère droit), l'indépendance possible du segment postérieur de la même branche, et les orientations variées de sa branche verticale ; en arrière du sillon central, on remarquera particulièrement les modalités d'aspect du premier pli de passage externe, ses rapports avec le sillon intrapariétal et, à titre exceptionnel, son dédoublement (*A. Belzebuth* E. Geof., n° A-4947) ; le *sulcus lunatus*, également, apparaîtra très changeant, comme si, pivotant autour de son tiers moyen, il devenait capable d'occuper toutes les situations entre deux positions extrêmes, faisant l'une avec l'autre un angle de 45° : l'une transversale, où le sillon est largement ouvert vers l'arrière (*A. Belzebuth* E. Geof., n° A-4947) ; l'autre, longitudinale, qui fait prendre au *sulcus lunatus* l'allure d'un accent circonflexe surmonté par le *prælunatus* (*A. paniscus* L., n° 1929-38).

Mais, à côté de pareils décalages d'un hémisphère, ou d'un individu, à l'autre, plusieurs tendances se manifestent avec assez de régularité.

L'union du sillon central avec l'extrémité postérieure de la branche horizontale de l'*arcuatus* est parfois décrite comme caractérisant le genre *Ateles* et s'observe en particulier sur le spécimen qu'ont étudié C. et D. Vogt ; pour ma part, je n'ai relevé cette disposition que sur les deux hémisphères

d'*Ateles melanochir* Desm., n° A-5004 ; je dois reconnaître cependant que, dans la plupart des autres cas, on notait une extension très marquée de la branche horizontale de l'*arcuatus* vers l'extrémité inférieure du central ; parfois même elle dépassait le niveau du central sans s'être jointe à lui et poursuivait son trajet vers le sommet de l'angle sylvien ; plutôt que l'union

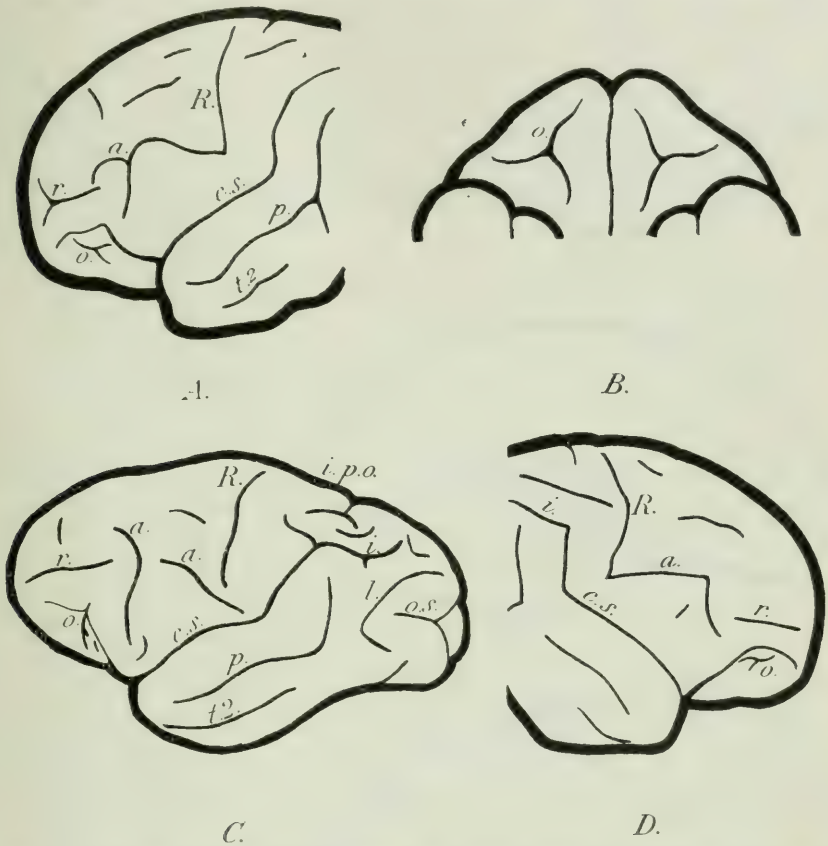


Fig. 23. — A, face externe, lobe frontal gauche chez *Ateles melanochir*, n° A. 5004 ; B, face inférieure des lobes frontaux chez *A. paniscus* L., n° 1931-603 ; C, face externe de l'hémisphère gauche chez *A. belzebuth* E. Geof., n° A-4947 ; D, face externe du lobe frontal droit chez *A. melanochir*, n° A.-5004. — G. N.

des deux sillons, très rare en fait, il faudrait donc parler d'une tendance remarquable à la réaliser.

En ce qui concerne la région pariéto-occipitale externe, il convient avant tout de noter la présence quasi constante en surface du second pli de passage (1), alors qu'elle n'existait que dans un tiers environ des cas chez *Lagothrix* ; d'autre part, le sillon occipital supérieur prend désormais sa forme typique, triradiée, dans les trois quarts des cas (12 hémisphères sur 17) ;

(1) Le second pli n'était profond que sur les deux hémisphères de l'*Ateles paniscus*, n° 1927-275.

enfin le *sulcus lunatus* oscille entre deux positions extrêmes qui lui font orienter sa convacité, généralement très accusée, vers l'arrière ou vers le bas. A la face interne, on ne note pas de différences essentielles d'avec *Lagothrix*, à part la disparition assez fréquente du second pli de passage dans la profondeur de l'incisure pariéto-occipitale. En somme, dans le genre *Ateles*, se confirment les tendances pressenties chez *Lagothrix* et *Eriodes*, pour donner le type le plus élevé parmi les Singes Platyrhiniens. Nous verrons ultérieurement que, comparé aux Singes Catarhiniens les plus évolués, ce type apparaît cependant bien primitif, spécialement en ce qui concerne le lobe frontal, et que, pour ce qui est même des autres régions du néopallium, il ne faut pas prendre trop à la lettre l'expression d' « atéloïdes » sous laquelle Van der Broek a pu désigner certains cerveaux humains.

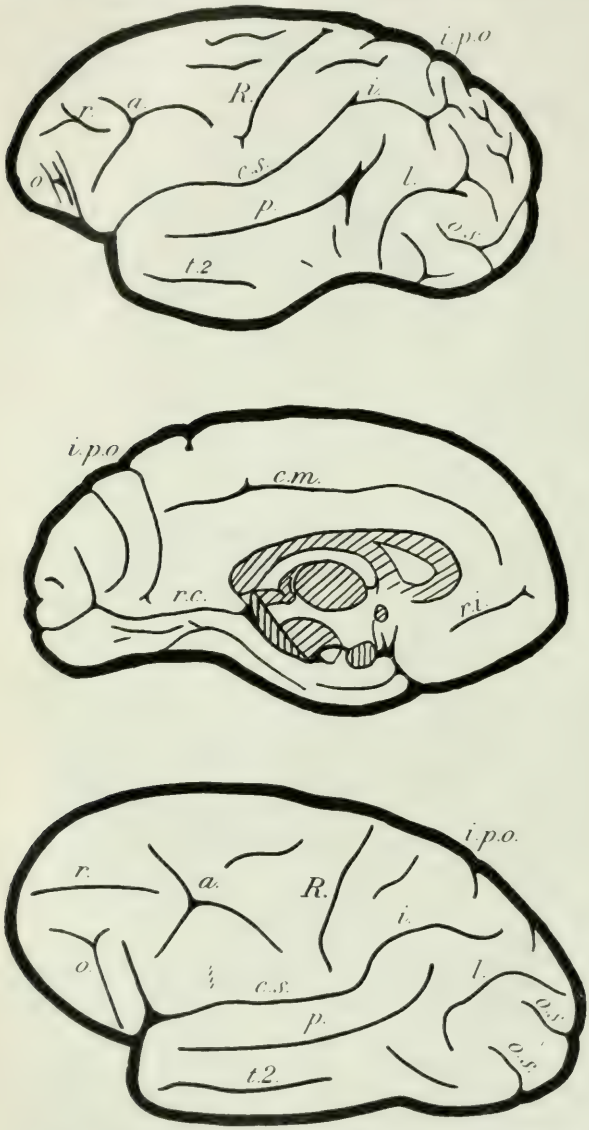


Fig. 24. — De haut en bas : face externe de l'hémisphère gauche chez *Ateles ater* F. Cuv., n° 1933-338 ; face interne de l'hémisphère gauche du même ; face externe de l'hémisphère gauche chez *Ateles* sp., n° 1939-422. — G. N.

L'INSULA ET SES ANNEXES

Le lobe de l'insula demeure toujours rudimentaire dans la série des Singes du Nouveau Monde, même chez les types les plus élevés ; il ne comporte jamais plus d'un sillon à sa surface, et encore celui-ci est-il absent dans plusieurs genres. Il s'ensuit que sa description sera nécessaire-

ment brève. Je pense toutefois qu'en négligeant l'étude de l'insula et de ses annexes chez les Platyrhiniens, comme on l'a précédemment fait jusqu'à présent si l'on met à part quelques rares auteurs, on a laissé dans l'ombre plusieurs données importantes dont l'appréciation présente un intérêt certain, comme je m'efforcerai de le montrer ultérieurement.

Étroitement appliqué contre la masse des noyaux gris centraux, le lobe de l'insula est recouvert superficiellement :

a. En avant et en haut par une expansion du néopallium frontal ;

b. En arrière et en bas par une languette de néopallium temporal.

Pour le mettre à découvert, il faut réséquer ces deux volets frontal et temporal, dont les bords affrontés constituent les lèvres de la scissure de Sylvius ; trois territoires apparaissent alors dans la profondeur, s'échelonnant de haut en bas et d'arrière en avant :

— le territoire temporo-pariétal de R. Anthony et A. S. de Santa Maria ;
— les gyri de Heschl ;
— le lobe de l'insula.

Je les décrirai ensemble.

Chez les *Hapalidæ*, quels que soient le genre et l'espèce, les aspects observés sont rigoureusement superposables ; complètement cachée, dans ces formes de très faible taille, par le lobe temporal seul, qui est ici sensiblement aussi large que le lobe frontal, l'insula est étroite, allongée de haut en bas, légèrement convexe dans tous les sens et absolument lisse. Dans son ensemble elle atteint à peine les dimensions d'un pépin de Pomme ; elle est limitée en avant par une dépression, première indication du circulaire supérieur de Reil, qui se continue à son extrémité supérieure avec le fond de la scissure de Sylvius ; en arrière, par le circulaire postérieur de Reil, très bref ; elle se prolonge en haut, sans aucune démarcation, avec une petite zone triangulaire, excessivement réduite, ne laissant discerner ni les gyri de Heschl, ni le territoire temporo-pariétal.

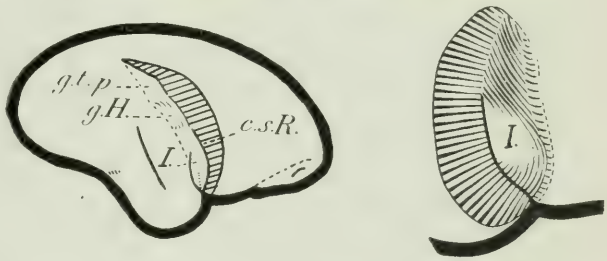


Fig. 25. — A gauche : insula droite chez *Aotus trivirgatus* H., n° 1932-97 (G. N.), et chez *Hapale jacchus* L., n° 1929-60 (G. N. × 2.5).

L'insula proprement dite d'*Aotus*, bien que légèrement plus grande, est semblable à celle du type précédent par son relief et son orientation ; mais le sillon intrapariétal rejoint la scissure de Sylvius en surface pour former le complexe sylvio-intrapariétal, et l'on note corrélativement une extension, dans le sens de la hauteur, du territoire temporo-pariétal ; ce

dernier est longé en bas par une petite saillie peu marquée annonçant les gyri de Heschl et qui maintient le sillon intrapariétal à distance du circulaire supérieur de Reil.

Dans le genre *Saïmiri*, apparait parfois à la surface de l'insula et occupant son grand axe un sillon qu'on devine à peine chez *Aotus*, le sillon longitudinal, très superficiel à ce stade ; dans l'étroite gouttière qu'il dessine court l'artère du pli courbe ; les gyri de Heschl, figurés par un bourrelet sur l'exemplaire n° 1932-311, sont limités en haut par une dépression que longe une ébauche de sillon temporo-pariétal n° 1. En avant et en bas, une dénivellation assez nette qui était encore indistincte dans les formes précitées sépare l'insula du lobule orbitaire. Chez *Alouatta*, les plissements sont plus nets en raison de la taille relativement élevée ; la saillie des gyri de Heschl s'accentue et leur contour se précise, surtout en haut, où le temporo-pariétal n° 1 devient éventuellement une anfractuosité assez profonde (hémisphère droit d'*Alouatta ursina* H., n° 1913-361) ; ils demeurent encore confondus en une seule circonvulation, comme c'est la règle dans les types inférieurs de la série des Platyrhiniens, où il vaudrait mieux, par conséquent, parler du *gyrus transversus* de Heschl. Il est à noter que, chez *Saïmiri* et *Alouatta*, comme chez *Aotus*, il existe un complexe sylvio-intrapariétal.

L'une des caractéristiques de l'insula de *Cebus*, par rapport aux formes que nous venons de passer en revue, réside dans la forte convexité qu'elle

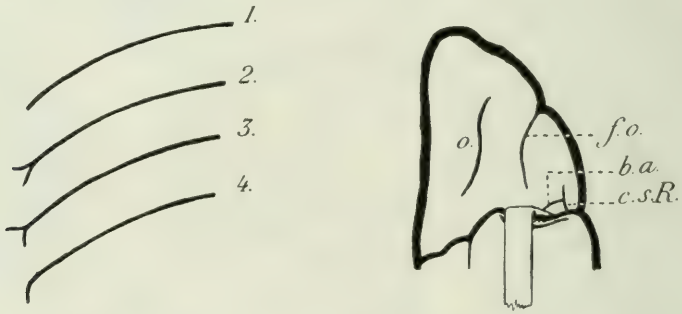


Fig. 26. — A gauche : le circulaire supérieur de Reil dans le genre *Cebus* ; à droite : le *sulcus brevis anterior* chez *Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-623. — G. N.

présente suivant ses deux axes longitudinal et transversal ; le sillon longitudinal, dont on aperçoit l'origine au point de convergence des deux scissures rhinales, suit dans son ensemble le bord antéro-supérieur de la première circonvolution temporale ; le territoire temporo-pariétal s'élargit en une surface quadrilatère dont la topographie se ramène le plus souvent à un seul plissement, volumineux ; il est limité en avant et en haut par le *sulcus transversus anterior gyri suprasylviani* de R. Anthony et A. S. de Santa Maria, qui continue la scissure de Sylvius au delà du temporo-pariétal n° 1 et remonte vers le sillon parallèle sans jamais l'atteindre ; quant aux gyri de Heschl, ils sont généralement aplatis et mal délimités ;

dans quelques rares cas, en particulier sur les deux hémisphères de *Cebus capucinus* L., n° 1933-200, j'ai cependant relevé la présence d'un sillon temporo-pariétal n° 2 fort développé, séparant pour la première fois les deux gyri. Le circulaire supérieur de Reil présente ici, à son extrémité antérieure, des aspects assez variés : tantôt simple comme dans les types précédents, il est fréquemment bifurqué pour donner deux rameaux divergents, disposés comme les branches terminales d'un Y majuscule, ou écartés au contraire l'un de l'autre à angle droit, l'élément supérieur prolongeant alors la direction primitive du sillon ; dans quelques cas enfin, seule la branche inférieure de division existe (1).

Chez les Platyrhiniens supérieurs (genre *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*), l'insula s'élargit notablement dans sa partie antéro-inférieure ; elle est

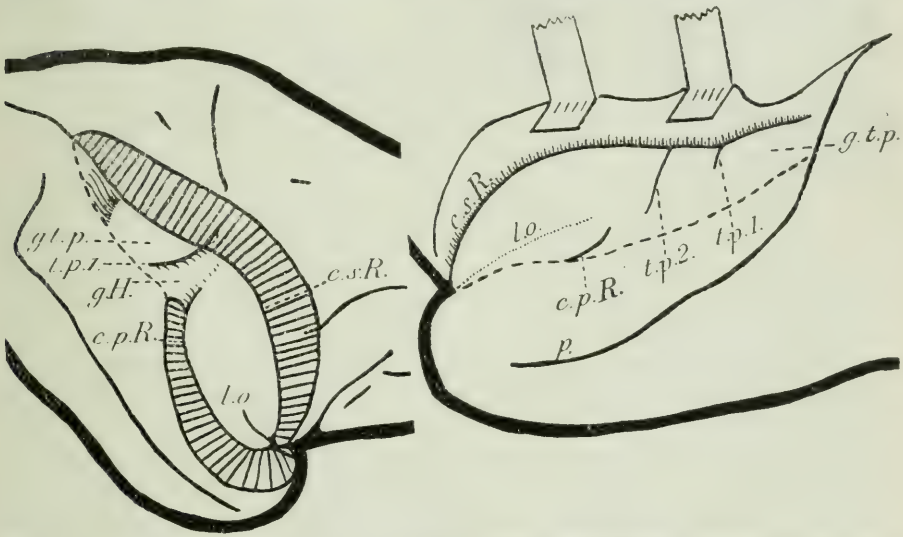


Fig. 27. — A gauche : insula droite chez *Alouatta ursina* H., n° 1913-361 ; à droite : insula gauche chez *Cebus capucinus* L., n° 1933-200. — G. N. × 2.

bordée là par une anfractuosité nouvelle, ou tout au moins dont il n'est plus possible de discuter la signification, le *sulcus brevis anterior*. Le circulaire supérieur de Reil, perpendiculaire au *brevis anterior*, se prolonge un peu au delà de celui-ci vers l'avant, formant la *pars anterior* du *sulcus transversus gyri reunientis* de R. Anthony et A. S. de Santa Maria (2) ; la zone néopalléale, comprise entre, d'une part, le *brevis anterior* et la *pars anterior* du *sulcus transversus gyri reunientis* et, d'autre part, le fronto-

(1) J'ai également relevé ce dernier aspect sur l'hémisphère droit de *Brachyurus rubicundus*, n° 1931-624.

(2) La *pars posterior* du *sulcus tranversus gyri reunientis* surplombe par définition (Cf. R. Anthony et A. S. de Santa Maria) l'insula moyenne de Holl, c'est-à-dire le territoire triangulaire inséré entre le *brevis anterior* et le sillon central de l'insula ; ce dernier sillon n'existant pas chez les Platyrhiniens, il est impossible de délimiter leur insula moyenne et, par conséquent, la *pars anterior* du *sulcus transversus gyri reunientis*.

orbitaire présent dans ces formes, ainsi que nous l'avons signalé ci-dessus, constitue l'insula antérieure de Marchand ; cette dernière, chez les Primates les plus élevés, est destinée à s'involuer dans la profondeur, comme l'est déjà le reste du lobe de l'insula, pour être, chez l'Homme, complètement cachée entre les lèvres de la scissure de Sylvius.

Les deux gyri de Heschl apparaissent fréquemment bien séparés l'un de l'autre par le sillon temporo-pariétal n° 2 (Cf. *Lagothrix lagotrica* H., n° 1929-177) ; ils se disposent alors parallèlement au-dessus de l'insula, présentant dans leur ensemble une forme quadrilatère ou triangulaire à sommet supérieur et antérieur ; le gyrus supérieur, court, ne longe pas le temporo-pariétal n° 1 sur toute sa longueur ; il se perd peu à peu au-dessus du pôle supérieur de l'insula ; le gyrus inférieur, plus large, fortement oblique de haut en bas et d'avant en arrière, descend assez loin le long du circulaire postérieur de Reil, sans empiéter néanmoins sur la face externe de l'hémisphère.

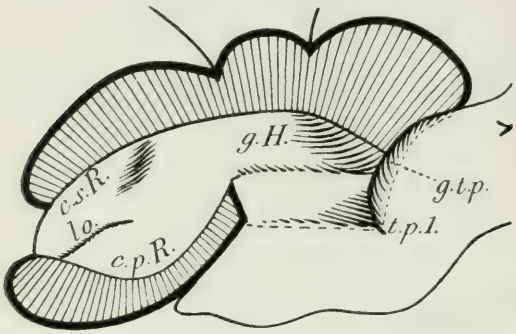


Fig. 28. — Insula droite chez *Ateles paniscus* L., n° 1929-38. — G. N. × 2.

Le territoire temporo-pariétal est assez particulier du fait qu'il se trouve partiellement occupé par le gyrus profond qui persiste toujours entre le sillon intrapariétal et la scissure de Sylvius, prolongés l'un par l'autre en surface comme chez *Aotus*, *Saïmiri* et *Alouatta* ; le *sulcus transversus anterior gyri suprasylviani* se confond alors avec la branche antérieure de l'intrapariétal. Exceptionnellement, ce gyrus devient superficiel, le territoire temporo-pariétal se soulevant alors en grande partie avec lui (*Ateles paniscus* L., n° 1929-38). Le sillon longitudinal demeure, dans ces types les plus élevés parmi les Singes du Nouveau Monde, une simple rigole où se loge l'artère du pli courbe.

RHINENCÉPHALE

Dès 1855, Reichert, s'appuyant sur les données de l'embryologie humaine, proposait de reconnaître deux parties dans l'écorce cérébrale : l'appareil circonvolutionnaire ou *pallium* (le *neopallium* des contemporains) et la masse adhérant aux noyaux gris centraux ou *Stammlappen* ; cette distinction, qui devait faciliter considérablement la description de l'hémisphère cérébral, s'imposa peu à peu non sans de nombreuses et laborieuses corrections. On pensa tout d'abord que le cortex de l'insula, rattaché par Reichert au *Stammlappen*, devait, de toute évidence, entrer au

contraire dans la constitution du manteau, pour des raisons histologiques ; on s'aperçut également que le *Stammlappen* se confondait en grande partie avec les voies olfactives, entourant à la façon d'un anneau le hile, ou limbe, de l'hémisphère ; d'où l'idée d'examiner à part l'encéphale olfactif, qui restait donc à définir : on le décrivit bientôt en France sous le nom de « grand lobe limbique » avec Broca et, à l'étranger, sous celui de « rhinencéphale » la plupart du temps.

Broca prit pour type de description le cerveau de la Loutre et divisa le « grand lobe limbique » en deux arcs : l'un supérieur ou circonvolution du corps calleux ; l'autre inférieur, ou circonvolution de l'hippocampe, se prolongeant l'un dans l'autre en arrière, et solidarisés en avant par le lobe olfactif et ses racines ; l'ensemble constitué par ces trois lobes forme une sorte de raquette et communique avec la masse circonvolutionnaire par trois plis de passage :

a. Un pli antérieur, prélimbique ;
b. Un pli postérieur, rétro-limbique ;
c. Un pli inférieur placé à l'endroit où le lobe du corps calleux reçoit la racine inférieure du lobe olfactif.

Le « rhinencéphale » des auteurs étrangers a été conçu de manières très diverses ; le mot, du reste, qui est français, ne s'appliquait nullement, à l'origine, à une partie quelconque du système nerveux central ; il fut, en effet, créé en 1821 par Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire pour désigner, parmi les monstres acéphales, ceux qui possèdent une « tête à trompe ou à narines extraordinaires » ; une vingtaine d'années après, Isidore Geoffroy. Saint-Hilaire, revisant la classification de son père dans son *Traité de Tératologie*, retouchait légèrement le terme et appelait « rhinocéphales » les monstres cyclocéphaliens caractérisés par la présence de « deux yeux contigus ou un œil double occupant la ligne médiane », et d'un « appareil nasal atrophié et formant une trompe ». C'est Richard Owen, ainsi que le rappelle G. Elliot-Smith, qui décrivit le premier, sous le nom de *Rhinencephalon*, une partie des voies olfactives ; l'expression, reprise par un grand nombre d'anatomistes à la fin du siècle dernier, devait subsister en anatomie comparée.

Pour Owen, le rhinencéphale comprenait seulement le bulbe olfactif et son pédoncule ; Sir William Turner (1890) y ajouta le tubercule olfactif, l'espace perforé antérieur et le lobe piriforme ; plus tard, G. Elliot-Smith montra l'importance du corps paraterminal. Actuellement, on peut dire que le rhinencéphale comporte essentiellement trois formations concentriques, l'hippocampe, le *gyrus dentatus* et le fornix, réunis par le corps paraterminal et par le lobe olfactif entendu au sens le plus restreint, celui que lui attribuait Broca (bulbe olfactif, pédoncule olfactif et ses racines) (1).

(1) Signalons, en effet, que l'expression de « lobe olfactif » a été employée dans des sens très différents et que, pour certains auteurs, il a même été pris comme synonyme de « rhinencéphale » ; c'est ainsi que His divisait son *Riechlappen* en *lobus olfactorius anterior* et *lobus olfactorius posterior*.

Représentant chez les Vertébrés inférieurs la plus grande part de la paroi télencéphalique, le rhinencéphale constitue encore, dans les groupes les moins évolués des Mammifères, les Marsupiaux par exemple, un large anneau embrassant le seuil des hémisphères, qu'on peut facilement suivre sur toute son étendue ; chez les Primates, où l'appareil olfactif a considérabelment régressé, il ne présente plus qu'un appareil extrêmement atrophié dont les plissements se réduisent à de minces rubans concentriques qu'on ne peut apercevoir directement sur tout leur trajet.

J'adopterai le plan de description utilisé par R. Anthony dans ses travaux sur l'ensemble des Mammifères, c'est-à-dire que je distinguerai au rhinencéphale une *pars basalis* et une *pars limbica*, avec les subdivisions suivantes :

I. *Pars basalis :* A. *Pars anterior :*
Bulbus olfactorius ;
Tractus olfactorii ;
Gyri olfactorii ;
Locus perforatus anticus.

B. *Pars posterior ;*
Lobus piriformis.

II. *Pars limbica :*

Hippocampus ;
Gyrus dentatus ;
Corpus paraterminale.

De plus, le *fornix*, voie de conduction descendante.

***

Je prendrai pour type de description le rhinencéphale des *Hapalidæ*, déjà suffisamment régressé pour donner une image approchée du rhinencéphale des Platyrhiniens en général ; j'indiquerai ensuite les modifications de détail qu'il subit dans les autres types de cette série.

Hapale jacchus L.

Scissures rhinales. — La rhinale antérieure n'est visible qu'en écartant du *neopallium* le pédoncule olfactif ; on remarque alors que celui-ci est longé en dehors par une anfractuosité très superficielle rappelant, par sa position plutôt que par son aspect, la scissure rhinale antérieure ; la rhinale postérieure, bien indiquée à l'endroit où elle se jette dans la scissure de Syl-

vius, s'estompe très vite dans son trajet d'avant en arrière et devient

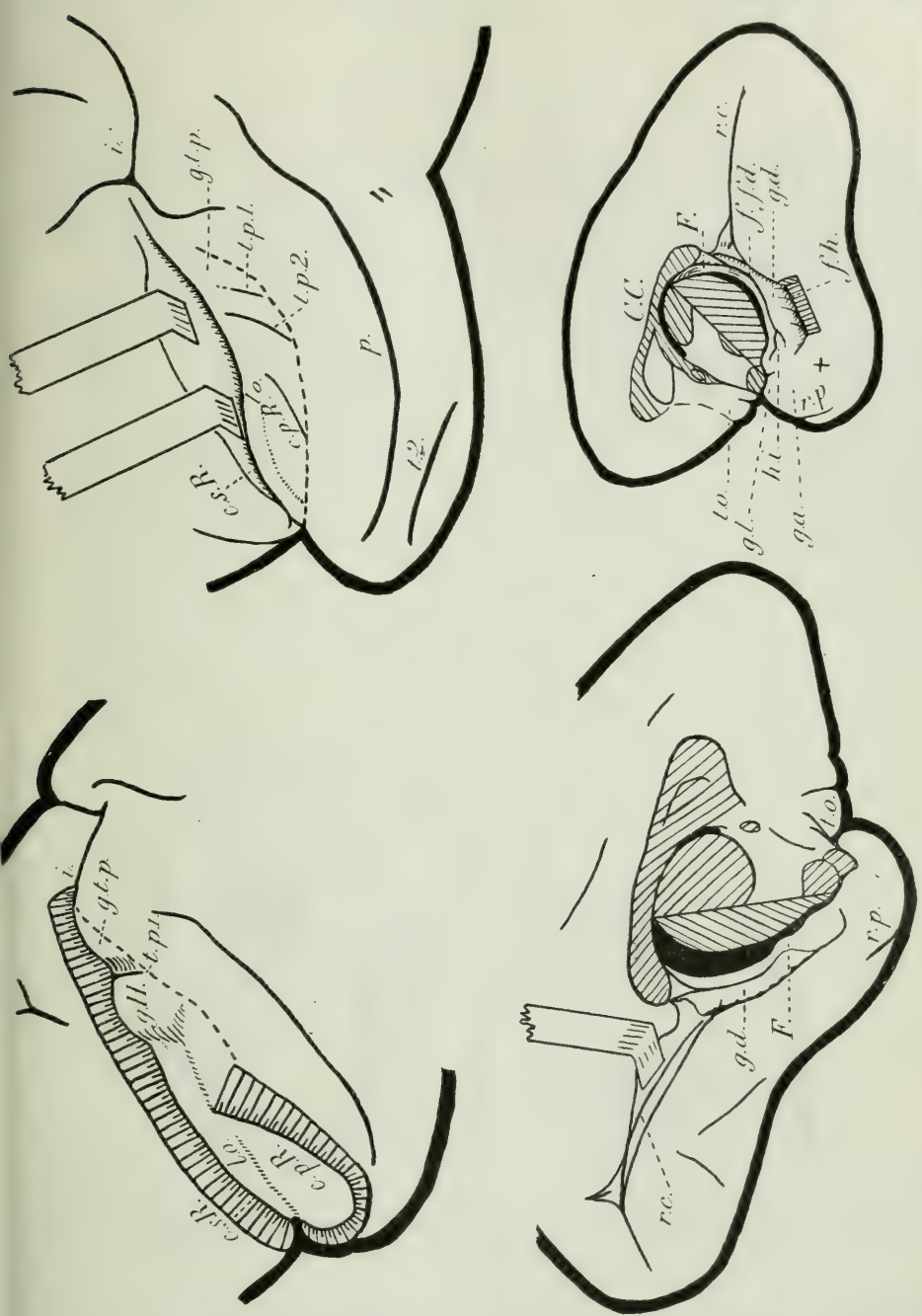


Fig. 29. — En haut, à gauche : insula gauche chez *Saimiri sciureus* L., n° 1932-311 ; à droite : insula gauche chez *Lagothrix lagotricha* H., n° 1929-177. — G. N. × 2. En bas, à gauche : face interne de l'hémisphère gauche chez *Aotus trivirgatus* H., n° 1932-97 ; à droite : face interne de l'hémisphère droit chez *Hapale jacchus* L., n° 1912-154. — G. N. × 2.

complètement indistincte avant d'avoir atteint le pôle temporal.

I. — « Pars basalis ».

A. — *Pars anterior.*

Le bulbe olfactif est une masse ovalaire, allongée dans le sens antéro-postérieur et côtoyant la scissure interhémisphérique ; il atteint en avant l'extrémité antérieure du lobe frontal et se continue en arrière par un mince ruban aplati, le pédoncule olfactif ; celui-ci, après avoir suivi la fente interhémisphérique sur quelques millimètres, se porte légèrement en dehors en s'élargissant ; les deux filets qui le constituent et dont on aperçoit généralement la limite commune sur toute sa longueur s'écartent alors franchement l'un de l'autre suivant un angle largement ouvert en arrière pour donner les stries olfactives.

Très courte, la strie olfactive interne se détache à peu près à angle droit du pédoncule olfactif et passe à la face interne de l'hémisphère, où elle se perd dans le *corpus paraterminale*. La strie olfactive externe, longue et bien individualisée, se porte obliquement en arrière et en dehors, en diminuant progressivement d'épaisseur et de longueur ; elle rejoint finalement le pôle antérieur du lobe piriforme, au fond de la vallée sylvienne, immédiatement en dedans du point de jonction de la rhinale postérieure avec la scissure de Sylvius ; sa direction forme avec celle de la partie adjacente du lobe piriforme une coudure à angle droit ouverte vers le bas.

Le *locus perforatus anticus* de Vicq d'Azir, ou espace perforé antérieur,

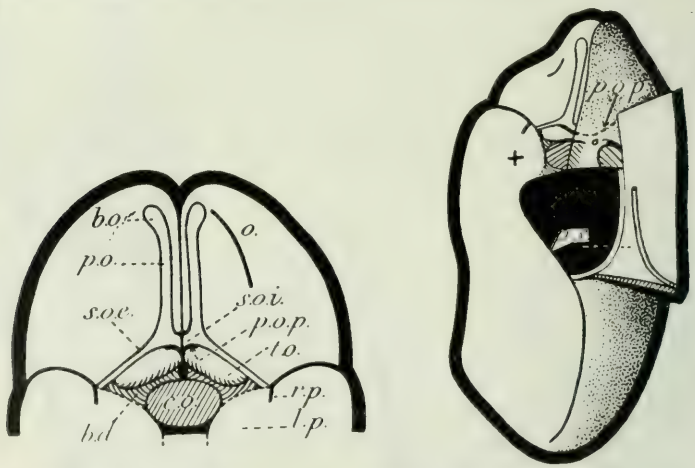


Fig. 30. *Hapale jacchus* L. : à gauche : *pars basalis* du rhinencéphale du n° 1912-154 (G. N. × 3) ; à droite : *sulcus parolfactorius posterior* droit et *psalterium* du n° 1924-392. (G. N. × 1,5, environ).

bombé dans son ensemble et criblé d'orifices extrêmement fins livrant passage aux vaisseaux lenticulo-striés, recouvre superficiellement l'extrémité

antérieure ou tête du noyau coudé ; allongé transversalement, il revêt une forme classiquement quadrilatère, mais plutôt pentagonale, et se trouve nettement limité :

en dedans, par la fente interhémisphérique ;
en avant, par l'angle des stries olfactives ;
en arrière, par la vallée sylvienne dans ses trois quarts internes, puis par la bandelette optique et le *chiasma* optique.

On y distingue deux zones d'aspect différent :

— une partie antérieure saillante ou tubercule olfactif, petite éminence ovoïde, séparée des stries olfactives par un sillon constant, la *fissura prima* de His ou *sulcus parolfactorius posterior* et bordée en arrière par le sillon diagonal ; *fissura prima* et sillon diagonal se continuent quelque peu à la face interne de l'hémisphère, découpant là un petit territoire triangulaire, prolongement du tubercule olfactif ;

— une partie postérieure, en retrait par rapport à la précédente, la bandelette diagonale de Broca, oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors ; elle se réfléchit également à la face interne de l'hémisphère, prenant le nom de *gyrus subcallosus* de Retzius, et se perd bientôt au-devant du corps paraterminal.

B. — Pars posterior.

Lobus piriformis. — Lisse, convexe dans tous les sens, le *lobus piriformis* semble continuer en dedans le lobe temporal ; sa face antérieure reçoit tout à fait en dehors les fibres de la strie olfactive externe, puis constitue le versant postérieur de la vallée sylvienne jusqu'à la naissance de celle-ci, c'est-à-dire jusqu'à la bandelette optique ; sa face interne, recourbée en crochet, est surmontée du *gyrus lunaris*, dont il n'est pas possible, sur ces Singes de petite taille, de discerner la limite inférieure ; sa face inférieure enfin, que la rhinale postérieure, très courte, ne sépare du lobe temporal que sur quelques millimètres, communique largement avec le néopallium de ce lobe par un important pli de passage : le pli néobasal de R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.

II. — « Pars limbica ».

Séparée du néopallium par la *fissura hippocampi*, la *pars limbica* du rhinencéphale encercle le diencéphale par deux anneaux concentriques entre lesquels s'engage le corps calleux :

— l'un extérieur, formé par l'écorce rhinencéphalique, comprend l'hippocampe et le *gyrus dentatus* ;

— l'autre intérieur, le fornix, composé principalement de fibres issues des deux formations précédentes, contribue, avec le corps calleux, à constituer la commissure dorsale, dont il représente le bras inférieur.

Réunis au niveau du lobe piriforme, ces deux anneaux divergent rapidement de part et d'autre du corps calleux et délimitent en avant une aire triangulaire à base inférieure, le *corpus paraterminale*, de nature essentiellement glandulaire. J'envisagerai successivement ces différents éléments.

L'hippocampe et le *gyrus dentatus* sont deux circonvolutions avortées qui, en raison de leurs rapports avec le corps calleux, présentent à considérer trois segments : pré-, supra- et rétro-commissuraux.

Le segment pré-commissural continue, sur la face mésiale, la direction de la racine olfactive interne ; l'hippocampe et le *gyrus dentatus* y sont, comme cette dernière, séparés du *corpus paraterminale* par le *sulcus parolfactorius posterior*; mal délimités, ils se dirigent directement de bas en haut, puis atteignent le genou du corps calleux, derrière lequel ils disparaissent ; dans leur segment supra-commissural, ils demeurent anatomiquement indiscernables ; l'*indusium griseum* et la strie latérale ou *tænia tecta*, qui les représentent à ce niveau, se confondent en effet pratiquement avec le corps calleux; ils réapparaissent entre le bord postérieur de celui-ci et le *gyrus fornicatus*; ils descendent alors obliquement en bas, en avant et en dedans vers le pôle temporal et forment désormais deux plissements nettement distincts, d'aspect très particulier : l'hippocampe, surtout visible sur des coupes transversales de l'hémisphère, qui montrent la forte saillie qu'il dessine dans le ventricule latéral (corne d'Ammon), ne laisse apercevoir extérieurement, au voisinage de sa terminaison, qu'un étroit territoire triangulaire d' « hippocampe inverti » ou *gyrus intralimbicus*, émergeant de la *fissura fimbrio-dentata*; le *gyrus dentatus*, méritant véritablement son nom dans cette dernière partie de son trajet, apparaît sous l'aspect d'un cordon irrégulièrement pourvu d'incissures transversales ; très étroit au moment où il se dégage du bord postérieur du corps calleux, il s'élargit progressivement vers le bas, pour venir finalement se perdre à la partie inférieure et antérieure du *gyrus intralimbicus*, sans aucune trace de démarcation ; son bord postéro-inférieur, au contraire, demeure nettement séparé du lobe piriforme par un petit sillon greffé à angle obtus sur la *fissura hippocampi*.

Le faisceau de fibres qui constitue le fornix s'individualise peu à peu en regard du bord antéro-supérieur du *gyrus intralimbicus*; il remonte, sous le nom de *fimbria*, le long du bord interne du *gyrus dentatus*, séparé de lui par la *fissura fimbrio-dentata*, puis le quitte pour passer à la face inférieure du corps calleux ; s'infléchissant alors vers la ligne médiane, il émet toute une série de fibres transversales qui rejoignent le fornix du côté opposé en venant s'étaler à la face supérieure du diencéphale ; ces fibres transversales, renforcées de fibres appartenant au corps calleux, comblent ainsi un espace triangulaire à base postérieure et sommet antérieur : c'est le *psalterium* ou

lyre de David. Le fornix, continuant son trajet vers l'avant, longe le bord inférieur du *septum lucidum*, puis se perd dans le *corpus paraterminale*, au delà duquel une partie de ses fibres atteindront le tubercule mamillaire.

Crochet de l'hippocampe.

Le crochet, ou *uncus*, de l'hippocampe, est la région terminale, recourbée en dedans et en arrière, de la circonvolution dite autrefois « de l'hippocampe ». J'ai signalé plus haut que ce plissement constituait l'arc inférieur, ou sphéno-occipital, du grand lobe limbique de Broca. Empiétant sur le lobe piriforme, le fornix, l'hippocampe et le *gyrus dentatus*, le crochet est composé uniquement d'éléments rhinencéphaliques, tout en restant largement ouvert sur le néopallium par le pli de passage néobasal.

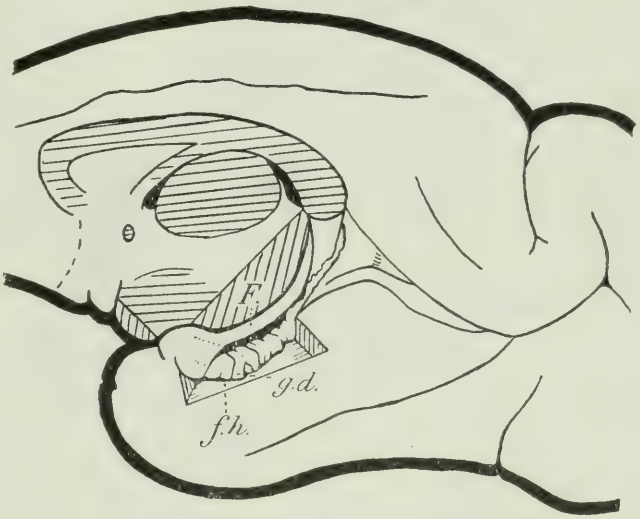


Fig. 31. — Crochet de l'hippocampe et ses rapports chez *Saïmiri cassiquiarensis* H., nº 1932-311. — G. N. × 2,5.

Les Platyrhiniens appartenant aux autres genres n'offrent pas de particularités bien saillantes en ce qui concerne les diverses formations de leur rhinencéphale. La scissure rhinale antérieure demeure partout aussi rudimentaire que chez *Hapale jacchus* L. ; la rhinale postérieure, par contre, peut se montrer beaucoup plus développée à la face interne du lobe temporal, chez *Brachyurus*, *Cebus*, *Lagothrix*, *Eriodes* et *Ateles* ; elle se dirige directement d'avant en arrière, parfois partagée en deux segments reliés par une rigole très superficielle, vers la terminaison du sillon occipito-temporal, dont elle peut n'être plus séparée que par un gyrus fort étroit, comme sur *Ateles ater* F. Cuv., nº 1933-338.

Je n'ai pas relevé de différences dignes d'être signalées au niveau de la *pars basalis* ; la disposition du pédoncule olfactif et de ses racines, la morphologie du lobe piriforme proprement dit, sont conformes au type décrit ci-dessus ; chez les spécimens de grande taille, cependant, le *gyrus lunaris*, qui communiquait, chez *Hapale jacchus* L., par toute son étendue

avec la portion du lobe piriforme le séparant de la rhinale postérieure, était partiellement limité à sa partie inférieure.

La *pars limbica* présente quelques variantes morphologiques intéressantes dans la région du crochet de l'hippocampe. On retrouve naturellement les éléments déjà indiqués chez *Hapale jacchus* L., mais orientés différemment ; on peut dire que, dans l'ensemble, les régions terminales du fornix, de l'hippocampe et du *gyrus dentatus* tendent à se recourber vers l'arrière ; cette angulation est déjà bien visible chez *Cebus apella* et pré-

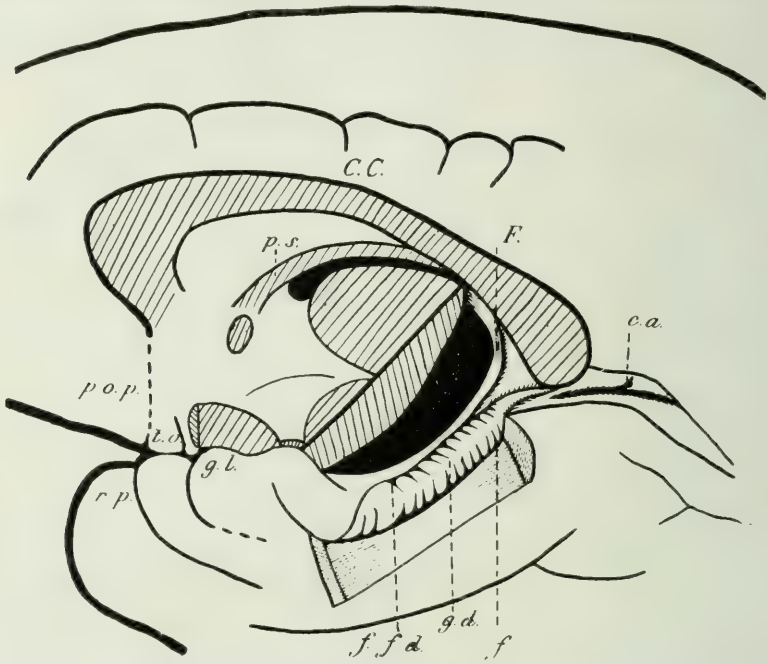


Fig. 32. — *Pars limbica* du rhinencéphale chez *Cebus capucinus* L., n° 1933-200. — G. N. × 2,5 environ.

sente son maximum chez l'*Ateles* ; elle se voit avec toute la netteté désirable en dégageant la face inférieure du *gyrus dentatus* par l'ablation d'un volet néopalléal taillé aux dépens de la dernière circonvolution temporale ; on constate alors que chez l'Atèle (Cf. *Ateles paniscus* L., n° 1929-38) elle atteint pratiquement l'angle droit. Une autre modification d'importance est l'individualisation progressive de la partie terminale du *gyrus dentatus* ; dans les genres *Cebus* et *Ateles*, elle est isolée des formations voisines par deux anfractuosités : la première, qui constitue son bord antérieur, n'est autre chose que la continuation de la *fissura hippocampi* ; la seconde, postérieure, qui la sépare de l'hippocampe inverti, ne remonte pas toutefois jusqu'à son bord supérieur ; un pli de passage subsiste donc à ce niveau. Désormais la terminaison du *gyrus dentatus*, ainsi coudée et individualisée, mérite véritablement le nom de bandelette de Giacomini.

***

Sans qu'il soit encore question d'interpréter les faits ci-dessus exposés, on notera d'emblée que, d'une espèce à l'autre, certains cerveaux de Platyrhiniens se ressemblent étrangement, à quelques détails près, le rapprochement s'avérant singulièrement frappant si l'on tient compte des aspects atypiques, qui viennent combler les écarts minimes ; il sera facile de s'en convaincre en se rappelant les diverses dispositions des plissements dans les genres : *Pithecia*, *Brachyurus* et *Cebus*, ou : *Lagothrix*, *Eriodes* et *Ateles* ; l'intérêt de cette confrontation sera également de faire entrevoir, en attendant d'apprécier son ampleur, l'écart énorme séparant les trois premiers genres des trois derniers ; l'arrangement des sillons et des circonvolutions, surtout dans la région pariéto-occipitale, est à ce point différent qu'il peut paraître *a priori* étonnant que ces formes appartiennent à une même famille ; un caractère différentiel, notamment, saute aux yeux : l'absence ou la présence du complexe sylvio-intrapariétal de G. Elliot-Smith, en regard du profond territoire de l'insula, dont l'operculisation — on ne peut l'oublier en considérant un cerveau de Primate — amène de si larges remaniements dans la topographie néopalléale ; cet élément différentiel, qui a toutes chances d'avoir de l'importance à cause de ses rapports, me paraît donc commode pour discerner provisoirement, dans une première estimation, deux séries de cerveaux :

a. L'une où la région pariétale est caractérisée par la présence d'un sillon intrapariétal libre à son extrémité antérieure ;
b. L'autre où la région pariétale comporte toujours l'union superficielle de la scissure de Sylvius avec le sillon intrapariétal, réalisant le complexe sylvio-intrapariétal.

Si l'on place dans chaque série les spécimens par rang de taille, classement qui correspond du reste à l'ordre de complication progressive des plissements, on s'aperçoit que dans la première sont réunis des cerveaux courts et globuleux : *Callithrix*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus*, avec, comme aboutissant, le type *Cebus apella*, et que j'appellerai les *Cebidæ* en raison du nom de leur chef de file ; au contraire, dans la seconde, se rassemblent des cerveaux de plus en plus allongés et surbaissés : *Aotus*, *Alouatta*, *Saïmiri*, *Lagothrix*, *Erodes*, *Ateles*, et que je propose de grouper sous l'appellation d'*Atelidæ*. Les *Hapalidæ* se situent un peu en marge de ce schéma, car chez eux, si le complexe sylvio-intrapariétal est toujours absent, le sillon intrapariétal lui-même ne paraît exister qu'à titre exceptionnel.

Par ailleurs, le degré de complication des plissements pouvant être assez divers dans le même genre, il semble qu'il faille y voir, en plus des écarts spécifiques ou individuels inévitables entre animaux adultes, des décalages notables avec l'âge, dont l'importance a été soulignée en 1936 par J. C. Connolly ; c'est ce qui ressort, dans les séries précédemment décrites, de l'examen du cerveau d'*Œdipomidas*, d'*Alouatta*, de *Pithecia*.

Telles sont les remarques immédiates que suggère la simple observation.

DEUXIÈME PARTIE

INTERPRÉTATION

Les phénomènes qui vont être maintenant analysés, à partir des éléments du précédent chapitre, ne se présentent pas d'une manière isolée, mais se chevauchent dans l'espace et dans le temps. Il s'ensuit que les territoires cérébraux où ils se développent ne répondent pas toujours aux divisions ordinairement admises en anatomie descriptive. L'antagonisme pariéto-occipital, par exemple, appartient aussi bien à la face interne qu'à la face externe de l'hémisphère ; les quatre lobes apparents y participent ; les territoires annexés à l'insula s'en trouvent eux-mêmes modifiés. En raison de la plasticité du cortex cérébral, une impulsion quelconque survenant dans une région donnée peut donc se répercuter assez loin, sans s'arrêter aux anfractuosités fondamentales qui départagent les lobes. D'autre part, l'operculisation de l'insula, l'évolution du lobule orbitaire ainsi que du *sulcus rectus*, du *sulcus arcuatus*, et de la première circonvolution temporale supérieure, constituent des événements simultanés et à ce point solidaires qu'il est nécessaire de les rapprocher pour en dégager la signification. En tenant compte de ces particularités, j'adopterai pour cette seconde partie le plan suivant, d'après lequel, à mon avis, les processus envisagés se groupent de la manière la plus naturelle :

A. Néopallium.

I. Lobe frontal et lobe de l'insula.

1° Lobule orbitaire et *præsylvia*.
2° Insula et ses annexes.

II. Région pariéto-temporo-occipitale.

B. Rhinencéphale.

Crochet de l'hippocampe.

Mais les considérations justifiées par ce plan feront surgir de nouveaux problèmes, de portée plus générale : d'après quels principes se constitue l'appareil circonvolutionnaire sur l'hémisphère envisagé dans son entier ?

La morphologie externe du cerveau des Platyrhiniens permet-elle de préciser les affinités de ces Singes, entre eux et avec les groupes voisins ? Je m'efforcerai de répondre à ces questions dans deux paragraphes supplémentaires.

I. — LOBE FRONTAL

Dans son ensemble, le lobe frontal reste assez pauvrement plissé dans toute la série des Singes Platyrhiniens ; deux sillons, en particulier, qui prendront une grande importance chez les Catarhiniens supérieurs et chez l'Homme, le frontal supérieur et le frontal inférieur, sont, le premier, rudimentaire dans les quelques genres où il peut exister (*Ateles*, *Eriodes*, *Lagothrix*) et le second toujours absent ; mais deux zones, dont l'interprétation entraîne à la discussion de problèmes capitaux, retiendront toute notre attention :

1° Le lobule orbitaire, qui sera étudié dans ce chapitre ;
2° L'opercule supérieur du complexe sylvien, que je traiterai plus loin avec l'insula.

A. — LE LOBULE ORBITAIRE

Chez la plupart des Mammifères, la partie antérieure de l'hémisphère cérébral possède une face mésiale, plane, et une face externe convexe ; tels sont, par exemple, les Ongulés et les Carnivores. Chez les Primates par contre, où cette même région s'accroît considérablement du fait de la constitution du lobe frontal, le néopallium externe vient s'appliquer étroitement sur les bosses orbitaires en s'excavant à ce niveau ; il en résulte la formation d'une face inféro-externe, s'opposant par sa forme concave à la face externe proprement dite, et séparée d'elle par un bourrelet saillant, le rebord sourcilier (1) ; ce territoire, dont l'orientation nouvelle s'observe avec une grande netteté chez les Singes, est désigné sous le nom de lobule orbitaire.

La face externe du lobe frontal se trouve alors partagée par le rebord sourcilier en deux étages :

a. L'étage métopique, supérieur, convexe dans tous les sens, répondant à la voûte frontale.
b. L'étage orbitaire, inférieur, concave dans tous les sens, reposant sur la voûte orbitaire.

Le lobule orbitaire peut ainsi se définir comme étant une excavation

(1) J'emploie l'expression *rebord* sourcilier au lieu de celle, plus courante, de bord sourcilier pour souligner le relief que prend cet élément chez les Singes.

propre aux Primates, située à la partie inféro-externe du lobe frontal et dont les versants sont limités par :

— en haut et en dehors : le rebord sourcilier, bordé par le *sulcus rectus* ;

— en bas et en dedans : le bord inférieur du lobe frontal, longé par le pédoncule olfactif ;

— en avant, l'extrémité antérieure du lobe frontal ;

— en arrière, le pôle de l'opercule frontal (1) et la vallée sylvienne.

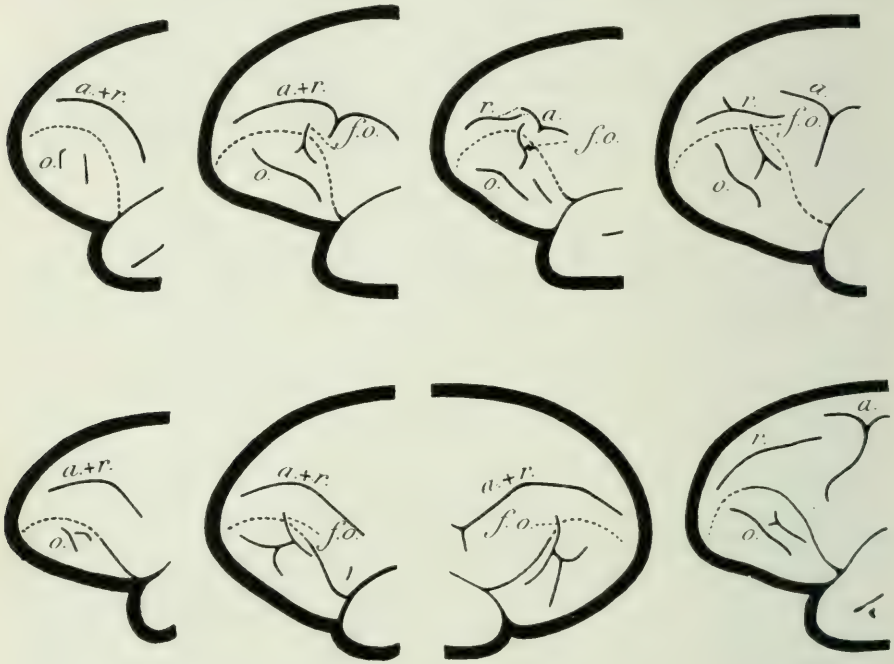


Fig. 33. — Divers aspects du lobule orbitaire. En haut : lobule orbitaire gauche chez *Alouatta ursina* H., n° 1913-361 ; *Lagothrix lagotrica* H., n° 1932-98 ; *Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-628 ; *Ateles ater* F. Cuv., n° 1933-338. En bas : lobule orbitaire gauche chez *Pithecia monacha* H., n° 1932-378 ; *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., n° 1931-624 ; lobule orbitaire droit chez le même ; lobule orbitaire gauche chez *Cebus capucinus* L., n° 1933-200. — G. N.

Sa genèse peut aisément se reconstituer à partir des Primates inférieurs. Le lobule orbitaire des Lémuriens n'est encore qu'une légère dépression se distinguant surtout de la face externe proprement dite par l'angulation

(1) L'opercule frontal, qui recouvre une partie du lobe de l'insula, se termine en avant et en bas au niveau de la région désignée par Hervé chez les Primates supérieurs comme étant le pôle frontal ; si l'on se souvient de la méthode qui avait guidé Broca dans la définition des pôles occipital, temporal et de l'insula, cette dénomination apparait parfaitement exacte, puisque c'est en ce point que viennent converger les circonvolutions frontales ; toutefois, pour les Platyrhiniens, qui ne possèdent pas encore de troisième circonvolution frontale, il est préférable, à mon sens, d'utiliser simplement le terme de pôle operculaire, ou pôle de l'opercule frontal, adopté du reste par plusieurs auteurs.

qu'elle forme avec elle ; il est parcouru par une petite fissure longitudinale, le sillon orbitaire. Chez les *Hapalidæ* se dessine une concavité regardant à peu près directement en bas ; elle ne fera que s'affirmer plus tard (dans les genres *Callithrix*, *Alouatta*, *Saïmiri*, *Pithecia*, *Brachyurus*), en même temps qu'elle s'ouvrira progressivement en dehors. Quant au sillon longitudinal unique, il sera peu à peu remplacé par plusieurs éléments assez instables, mais dont deux cependant deviendront constants :

— l'orbitaire externe ;
— l'orbitaire interne.

On aboutira ainsi au genre *Cebus*, où apparaîtront les caractères typiques du lobule orbitaire : l'excavation orbitaire est une voûte à double courbure offrant ici son degré maximum d'inflexion. De ces deux courbures :

— l'une est transversale, courte par son versant externe, mais descendant au contraire très bas en dedans, où le bord inférieur du lobe frontal, aminci à l'extrême, s'insinue entre les voûtes orbitaires vers la fosse ethmoïdale pour constituer le bec de l'encéphale ; à mesure que se creuse cette courbure, se développent les sillons orbitaires interne et externe ;
— l'autre longitudinale, dont la courbure, lorsqu'elle devient assez forte, produit fréquemment, à son point de rencontre avec la première voûte, une anfractuosité transversale solidarisant les deux sillons orbitaires, longitudinaux ; l'ensemble de ces sillons dessine alors un H majuscule ; le fait qu'elle varie considérablement d'un individu à l'autre et, chez le même individu, d'un hémisphère à l'autre, semble montrer qu'il serait vain de lui rechercher une signification profonde. Le point capital est de noter que le lobe frontal se déprime dans sa partie externe et inférieure suivant deux axes de courbure perpendiculaires, ce qui entraîne la formation de sillons compensateurs, perpendiculairement à la direction de ces deux axes :
— les uns longitudinaux, les sillons orbitaires ;
— l'autre transversal, la barre horizontale de l'H.

Les Platyrhiniens les plus élevés (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) montrent déjà une altération de ce schéma typique ; si la partie interne du lobule orbitaire reste généralement, en effet, ce qu'elle était dans le genre *Cebus*, l'apparition en dehors d'un sillon fronto-orbitaire entamant et repoussant de bas en haut le rebord sourcilier amène une déformation notable de l'excavation orbitaire, qui se trouve maintenant ouverte directement vers l'extérieur, et, par voie de conséquence, des modifications sensibles dans sa topographie : suppression à peu près régulière du rameau transversal de l'H, instabilité de l'orbitaire externe, déplacement assez fréquent de l'orbitaire interne en dehors pour venir former avec la partie antérieure de l'orbitaire externe et le fronto-orbitaire un sillon triradié.

Le rebord sourcilier subit une évolution solidaire. Déjà net chez les Singes les plus inférieurs (*Aotus*, *Hapalidæ*), où il affecte une allure à peu

près rectiligne, il surplombe le lobule orbitaire ou, plus exactement, le futur sillon orbitaire externe ; en haut, néanmoins, il se continue pour l'instant sans aucune démarcation avec l'étage métopique du lobe frontal ; le *sulcus rectus*, quand il apparaîtra, longera les deux tiers antérieurs de son bord supérieur ; ainsi interposé entre les deux sillons, le rebord sourcilier constituera un bourrelet fortement saillant en dehors, s'infléchissant d'avant en arrière en même temps que la voûte longitudinale de l'excavation orbitaire ; le genre *Cebus* voit ce processus atteindre son point culminant ; après quoi le rebord sourcilier, tout en augmentant encore sa courbure sous l'action du sillon fronto-orbitaire, commence à voir son relief s'atténuer, principalement en regard de ce sillon, c'est-à-dire dans sa région moyenne *(Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles)*, caractère qui ira en s'affirmant chez les Anthropoïdes.

Ces premières données sur l'interprétation du lobule orbitaire dans la série des Singes Platyrhiniens feront comprendre plus aisément la signification de trois fissures du plus haut intérêt, dont il tient la position et l'orientation sous sa dépendance :

— le *sulcus rectus ;*
— le *sulcus arcuatus ;*
— le sillon fronto-orbitaire.

A. Le *sulcus rectus.*

Le sillon ainsi appelé communément correspond au sillon rostral de Broca ; en 1895, Kükenthal et Ziehen, dans leur description du cerveau des Primates, eurent le tort d'employer le même terme (*sulcus rostralis*) pour désigner le sillon sagittal qui fait pendant au précédent sur la face interne de l'hémisphère, ce qui prêta immédiatement à confusion, les auteurs français et plusieurs auteurs étrangers comme Flatau et Jacobson (1899) ayant adopté la nomenclature de Broca. Afin d'éviter toute équivoque, R. Anthony proposa d'utiliser respectivement les deux expressions de « rostral » et de « rostral interne ». Le terme de *sulcus rectus* cependant, introduit en 1890 par Eberstaller, tend de plus en plus à s'imposer à l'heure actuelle dans le langage courant et sera pour cette raison employé ici.

Dérivé en totalité ou en partie, selon les opinions, du coronal des Carnivores, le *sulcus rectus* est loin de présenter les mêmes caractères dans tout l'ordre des Primates ; c'est ainsi que de nombreux auteurs, et en particulier C. U. Ariens Kappers et son école, le considèrent comme constitué de trois segments chez les Lémuriens (malgré sa continuité apparente) :

— un segment antérieur : le *sulcus rectus* proprement dit ou *sulcus principalis* ;
— un segment moyen : le futur *sulcus arcuatus* ;
— un segment postérieur : une partie du coronal des non-Primates.

Les trois segments se dissocieraient chez les Singes, dont le *sulcus rectus* se réduirait donc au *sulcus principalis*. Cette théorie se trouve partiellement confirmée par les faits observés sur le cerveau des Platyrhiniens, où il est en effet possible d'assister à tous les stades de la séparation du *sulcus principalis* d'avec le *sulcus arcuatus*; primitivement unies sans que l'on puisse déceler entre elles la moindre discontinuité *(Alouatta)*, les deux fissures commencent à se distinguer l'une de l'autre par la forte angulation qu'elles présentent chez *Pithecia monacha* H. par exemple, puis par un pli de passage profond maintenant à distance du *sulcus rectus* proprement dit l'extrémité antérieure de la branche horizontale du *sulcus arcuatus (Lagothrix)* (1) ; ce gyrus devenant progressivement superficiel, l'un et

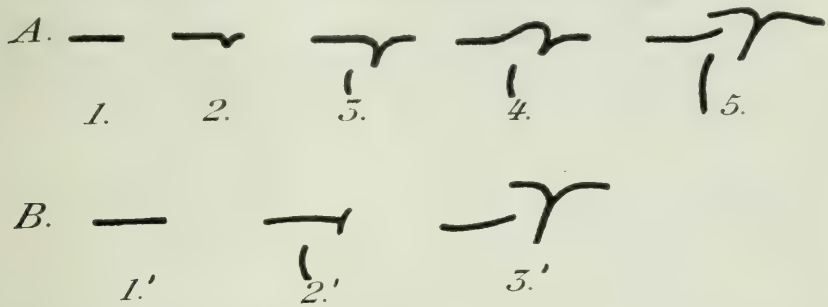


Fig. 34. — Schématisation de l'évolution du *sulcus rectus* et du *sulcus arcuatus* : A, chez les *Atelidæ* ; B, chez les *Cebidæ*.

l'autre sillon s'individualisent alors complètement, comme on peut l'observer dans le genre *Cebus*, terme ultime de la série des cerveaux courts, ou dans le genre *Ateles*, qui termine la série des cerveaux allongés. La figure 34 résume cette évolution parallèle.

De toute manière, on remarque la situation particulière du *sulcus rectus* proprement dit : il longe le versant supérieur du rebord sourcilier; s'il vient se situer à ce niveau plutôt qu'à un autre, c'est qu'il existe là une zone de moindre résistance correspondant profondément à l'expansion frontale du ventricule latéral ; lorsque le rebord sourcilier a acquis sa forme et son relief caractéristiques, il s'applique plus étroitement sur les voûtes orbitaires, et la dépression dont son versant supérieur est surmonté ne s'en trouve que plus solidement maintenue dans sa position. Chez les Anthropoïdes, où il subira des conditions nouvelles en raison du grand développement du fronto-orbitaire et de la tendance du rebord sourcilier à s'effacer, il offrira des rapports assez différents et diminuera d'importance en regard des autres sillons frontaux ; se creusant en même temps que l'excavation orbitaire et s'amoindrissant avec elle, le *sulcus rectus* lui apparaît donc étroitement lié.

Pour ce qui est de la portion inférieure du coronal des non-Primates qui

(1) Chez *Lagothrix lagotrica*, n° 1931-628, représenté ci-contre (fig. 33), le pli de passage était déjà presque entièrement superficiel.

constituerait, selon la même théorie, le segment postérieur du *sulcus rectus* des Lémuriens, il a déjà disparu en tant que tel chez les Platyrhiniens ; rien chez ces derniers ne permet d'affirmer qu'il se soit uni avec l'*ansatus* des Carnivores, comme le pense Ariens Kappers, pour donner le sillon central ; pour R. Anthony d'ailleurs ainsi que pour Le Gros Clark, la présence du sillon central serait liée à la subsphéricité du cerveau, et il serait vain par conséquent d'en rechercher l'homologue chez les non-Primates. Ce n'est probablement que par une interprétation très poussée des formes lémuriennes, encore insuffisamment connues, semble-t-il, qu'une solution définitive pourra être apportée au problème.

Disons en terminant que, malgré D. J. Cunningham (1892), la plupart des auteurs [notamment Waldeyer (1891), Dubois (1899), C. U. Ariens-Kappers, R. Anthony (1928), etc...] s'accordent à penser que le *sulcus rectus* des Singes inférieurs représente, totalement ou en partie, le sillon frontal moyen de l'Homme, ainsi que l'avaient soutenu, à la fin du siècle dernier, Hervé (1888) et Eberstaller (1890) (1).

B. Le *sulcus arcuatus.*
C. Le sillon fronto-orbitaire.

Comme nous allons le voir, ces deux fissures ne peuvent être interprétées séparément ; l'une ou l'autre, en effet, suivant les écoles, représenterait pour les anatomistes contemporains la *præsylvia* des non-Primates, classiquement reconnue comme un sillon fondamental par sa précocité, sa situation (2) et sa profondeur. Nous abordons ainsi l'un des problèmes capitaux que pose la morphologie néopalléale des Primates.

Depuis le milieu du siècle dernier, des solutions assez diverses ont été proposées à la question de l'homologie de la *presylvia.* Des opinions maintenant abandonnées, je ne citerai que la principale, celle de Broca et d'Eberstaller, selon laquelle la *præsylvia* correspondrait au sillon central des Primates ; cette conception, qui laissait supposer une extension du lobe frontal encore plus considérable qu'elle ne l'est en réalité, est complètement tombée dans l'oubli, bien qu'elle ait été reprise, avec d'importantes réserves d'ailleurs, par R. Weinberg en 1902 (3).

Actuellement, en dépit des recherches de G. Papillault (1903), pour qui il n'y aurait pas lieu d'assimiler la presylvia à un plissement quelconque des Primates, on peut dire que les avis se trouvent partagés entre deux

(1) Pour Kukenthal et Ziehen (1895), le *sulcus rectus* ne donnerait pas seulement le frontal moyen, mais entrerait également dans la composition du frontal inférieur.

(2) R. Anthony a montré que ses rapports profonds avec l'avant-mur demeurent constants dans la série des Mammifères.

(3) Richard Weinberg, Die Interzentralbrücke der Carnivoren und der Sulcus Rolando (*Anat. Anzeiger*, 1902, n° 13) : l'auteur, s'appuyant sur la genèse du sillon central de l'Homme (*i. e.* le sillon de Rolando), lequel se forme à partir de deux fossettes primitivement séparées, ainsi que l'a montré Cunningham (1892), ne voit dans la *præsylvia* que l'homologue de la portion inférieure de ce sillon central, la portion supérieure répondant d'après lui au crucial des non-Primates.

théories, élaborées à peu près à la même époque, l'une en France, l'autre en Hollande.

Théorie de R. Anthony et A. S. de Santa Maria.

Dans les six études qu'ils ont publiées en commun de 1911 à 1913, R. Anthony et A. S. de Santa Maria ont proposé un plan de description du néopallium mammalien destiné à remplacer celui établi par Broca et par Ecker, qui d'ailleurs ne pouvait être appliqué qu'aux Primates.

On sait depuis Leuret que, chez les Mammifères non-Primates d'une manière générale et chez les Carnivores en particulier, la face externe de l'hémisphère cérébral est parcourue par deux sillons en forme de fer à

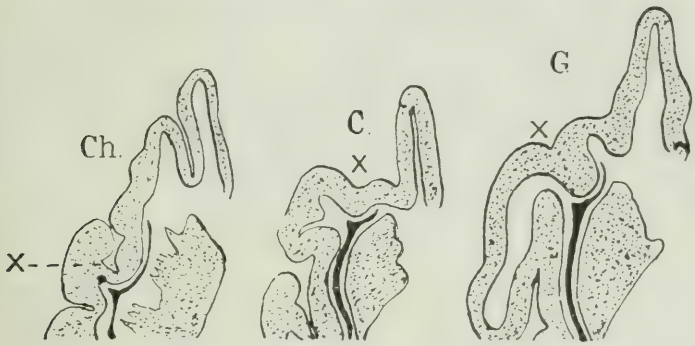


Fig. 35. — Rapports de la *præsylvia* avec l'avant-mur chez un Chien (*Ch.*), un Cercopithécidé (C.) et un Gibbon (G.). (D'après R. Anthony.)

cheval, emboîtés l'un dans l'autre, l'*ectosylvia* et la *suprasylvia*, centrés sur un troisième, transversal, la *pseudosylvia* ; ainsi se trouvent limitées deux circonvolutions arquées, le *gyrus arcuatus* nº 1 et le *gyrus arcuatus* nº 2 ; au-devant de ces deux plissements remonte vers le bord supérieur de l'hémisphère un autre sillon, branché obliquement sur la scissure rhinale antérieure : la *præsylvia* (cf. fig. 1).

En raison de leur précocité, la *suprasylvia* et la *præsylvia* constituent les éléments fondamentaux de ce système ; pour R. Anthony et A. S. de Santa Maria, ces deux fissures, avec le pli de passage qui les sépare, ou *gyrus reuniens*, partagent le néopallium en deux zones naturelles : en dedans, le *territoire central*, répondant profondément aux noyaux centraux ; en dehors, le *territoire périphérique*, correspondant au centre ovale ; chez les Primates, le premier sera peu à peu recouvert par le second pour constituer le lobe de l'insula.

Dans leur essai de synthèse de néopallium mammalien, R. Anthony et A. S. de Santa Maria, reprenant, avec de nouvelles preuves à l'appui, l'idée de Marchand (1893), puis de Holl (1902) dans sa première théorie

de l'insula, admettent que la *præsylvia* est représentée chez les Primates par le sillon fronto-orbitaire ; ils pensent que le meilleur critérium en faveur de cette idée réside dans l'identité des rapports profonds qu'affecte le sillon *présylvien* (c'est-à-dire la *præsylvia* elle-même ou le fronto-orbitaire) dans toute la série des Mammifères : il détermine toujours, en effet, à quelque type qu'on s'adresse, une encoche à l'extrémité antérieure de l'avant-mur ; sur des coupes longitudinales, pratiquées légèrement au-dessus de la scissure rhinale antérieure, ces rapports apparaissent avec la plus grande netteté.

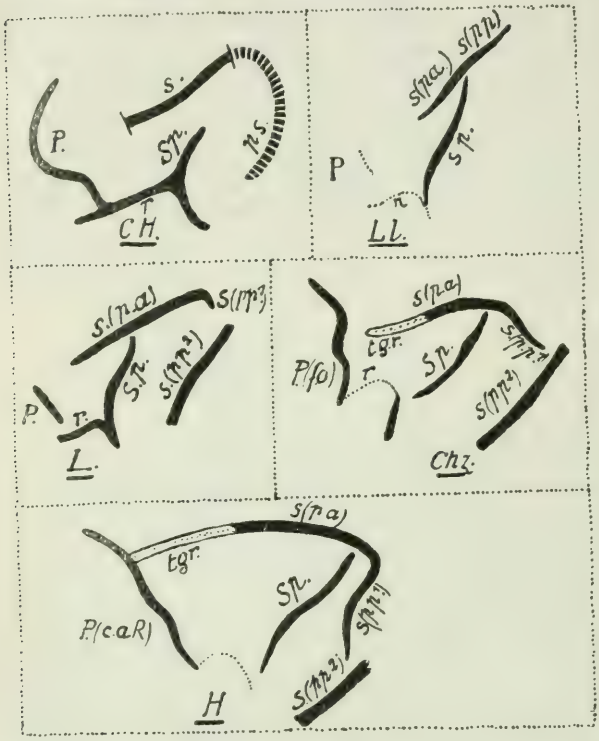


Fig. 36. — Évolution des sillons limites du territoire central chez les Primates : CH., Chien ; Ll., *Lepilemur* ; L., *Lemur* ; Chz., Chimpanzé ; H., Homme ; P., *præsylvia* ; *r.*, rhinale ; Sp., *pseudosylvia* ; S., *suprasylvia* ; *s.* (*p. a.*), *suprasylvia pars anterior* ; *s.* (*p. p.*), *suprasylvia pars posterior* (*postsylvia*) chez le *Lepilemur* ; *s.* (*p. p.* 1), *suprasylvia pars posterior*, deuxième tronçon ; *s.* (*p. p.* 2) *suprasylvia pars posterior*, troisième tronçon (le premier tronçon est entre la *pseudosylvia* et le premier angle de coudure) ; *ps.*, *postsylvia* (chez le Chien). (D'après R. Anthony et A. S. de Santa Maria.)

Les conclusions des deux auteurs français sont résumées dans le tableau ci-contre.

Théorie de C. U. Ariens Kappers.

Toute différente de la conception précédente, celle du savant anatomiste hollandais fut d'abord exposée dans deux études parues en 1913, puis reproduite à plusieurs reprises dans des travaux ultérieurs. C. U. Ariens Kappers assimile à la *præsylvia* des non-Primates la branche verticale de l'*arcuatus* des Singes, qui deviendra le sillon précentral inférieur des Anthropoïdes et de l'Homme ; la branche horizontale de l'*arcuatus* répondrait à une autre anfractuosité des non-Primates, le *sulcus proreus* ou *prorea*. Son opinion se trouve confirmée à son avis par des arguments tirées à la fois de la morphologie, de la physiologie et de l'histologie et qu'on retrouve, résumés, dans les citations suivantes :

a. *Arguments morphologiques :* « The homology of *præsylvia* and prorea with the *arcuatus* is among others factors based on the fact that the former

system lies directly in front of the coronalis, like the latter in front of the centralis (1). »

b. *Arguments physiologiques :* « Les homologies morphologiques de cette région (frontale) sont, d'une manière générale, en harmonie avec les qualités intrinsèques de la convexité frontale du cerveau. Ce qui est encore plus évident quand nous constatons, avec C. et O. Vogt, que l'homologie aussi entre le sillon *arcuatus* des Cercopithèques est confirmée de manière à démontrer que tous deux ici forment la limite antérieure du champ moteur principal de la tête (2). »

c. *Arguments histologiques :* « La *præsylvia*, portant le nom d'*arcuatus*, forme d'une manière assez nette la limite entre la région précentrale et la région frontale dans le *Mona Campbell* examiné par Brodmann (3)... »

C. U. Ariens Kappers est ainsi amené à proposer que le fronto-orbitaire soit considéré comme une néoformation spéciale aux Primates, comme du reste, dit-il, Ziehen et Elliot-Smith pensent que c'est la solution la plus probable (4).

Signalons enfin qu'à la surface du néopallium l'auteur distingue un « champ sylvien » correspondant au territoire central, et un « champ présylvien » répondant à la partie antérieure du territoire périphérique de R. Anthony et A. S. de Santa Maria ; l'agrandissement du cerveau frontal résulte surtout de l'extension considérable de ce champ présylvien chez les Primates.

Examen critique des deux théories.

I. — La théorie de R. Anthony et de A. S. de Santa Maria, basée sur l'examen d'un nombre très élevé de cerveaux, apparaît extrêmement solide, du fait, surtout, qu'il est pour ainsi dire impossible de ne pas regarder comme homologues deux sillons affectant les mêmes rapports profonds avec les noyaux gris centraux dans tous les groupes de Mammifères où ils sont présents.

D'autre part, l'interprétation de C. U. Ariens Kappers, confirmée à la fois par la morphologie, la physiologie et l'histologie, est pratiquement irréfutable.

Il est d'ailleurs curieux de constater que, depuis 1913, ces deux théories sont demeurées en présence et que, malgré les nombreux travaux anatomiques et histologiques récemment publiés sur le cerveau des Primates, aucun fait nouveau n'est venu amoindrir l'une ou l'autre.

On se trouve donc autorisé à dégager cette première constatation que

(1) *Cerebral localization...*, p. 292.
(2) *La signification des fissures...*, p. 241.
(3) *La signification des fissures...*, p. 245.
(4) « I am inclined to regard the fronto-orbitalis as a new sulcus, only present in Primates, which Ziehen and Elliot-Smith also seem to consider the most probable solution » (*Cerebral localization*, p. 291-292).

les deux théories, de R. Anthony et A. S. de Santa Maria d'une part, de C. U. Ariens Kappers et de son école, d'autre part, apportent des arguments si précis et solides qu'elles semblent exactes dans ce qu'elles affirment.

II. — L'une et l'autre cependant omettent plusieurs faits, de portée capitale à mon avis, ayant trait aux deux phénomènes qui dominent les transformations de la partie antérieure du cerveau depuis les Carnivores les moins évolués jusqu'aux Primates supérieurs, c'est-à-dire :

— l'operculisation du territoire central ;
— l'extension du cerveau frontal.

1° R. Anthony et A. S. de Santa Maria assignent légitimement comme limites à leur territoire central les deux sillons les plus précoces du néopallium (à la face externe), la *suprasylvia* et la *præsylvia*, ainsi que le pli de

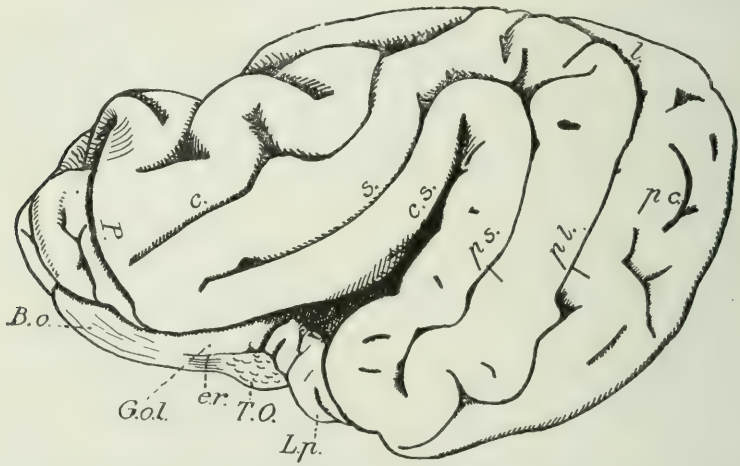


Fig. 37. — Face externe gauche d'un cerveau d'Ours blanc (*Thalassarctos maritimus* Desm., n° 1912-103). (D'après R. Anthony.) — G. N.

passage qui s'intercale entre eux, ou *gyrus reuniens*. Mais, quel que soit le Carnivore que l'on prenne pour type de description, on remarquera toujours qu'une portion de la *præsylvia*, située au-dessus du niveau où viendrait l'atteindre la *suprasylvia* prolongée vers l'avant, se trouve donc placée en plein territoire périphérique ; pour faciliter l'exposé qui va suivre, nous appellerons cette portion : *præsylvia* « périphérique », par opposition au reste, ou *præsylvia* « centrale ». Chez un Chat, un Chien ou un Renard, où le territoire central est entièrement découvert, la *præsylvia* périphérique sera relativement courte ; chez les Procyonidés, les Mustélidés et les Ursidés, par contre, où l'operculisation commence, ces rapports se trouvent immédiatement inversés ; la première circonvolution arquée de Leuret a disparu dans la profondeur, et la *suprasylvia*, fortement refoulée en bas et en

arrière, s'est déplacée en regard de la *præsylvia* à la manière d'un index au-devant d'une barre graduée, réduisant dans des proportions considérables la *præsylvia* centrale ; chez une Loutre atypique décrite par Ariens Kappers, dont le bras antérieur de la deuxième circonvolution arquée s'est également invaginé, on peut même dire que la *præsylvia* est devenue entièrement périphérique. L'operculisation ne faisant que s'accentuer chez les Primates, comment conçoit-on que la *præsylvia* centrale puisse se reconnaître dans le sillon fronto-orbitaire ? Et si on l'admet, avec R. Anthony et A. S. de Santa Maria, comment le fronto-orbitaire des Singes supérieurs pourrait-il représenter la *præsylvia* entière ? Avant de répondre à ces questions, il est nécessaire d'envisager le deuxième fait, négligé à la fois par les deux écoles.

2° Si l'on considère non plus les sillons ni les circonvolutions en elles-mêmes, mais le *relief* du néopallium chez les non-Primates, on voit, quel que soit le groupe auquel on s'adresse, que la *præsylvia* répond en arrière à une région toujours fortement convexe dans tous les sens. Cette région, chez les Primates, demeurant convexe par sa partie supérieure, s'excave au contraire profondément en bas, affectant désormais des rapports très étroits avec les voûtes orbitaires ; et, à la limite de ces deux zones ainsi superposées et d'orientation inverse, se forme un bourrelet extrêmement saillant, parfois même (*Cebus*) aussi aigu qu'une véritable arête : c'est le rebord sourcilier que nous avons étudié ci-dessus. Une nouvelle question se pose alors : du moment que le processus d'extension du lobe frontal chez les Primates intéresse particulièrement le champ présylvien, comment la *præsylvia*, refoulée d'avant en arrière dans ce mouvement, va-t-elle se comporter vis-à-vis du rebord sourcilier ?

Les théories de R. Anthony et de Santa Maria et d'Ariens Kappers ne rendant pas compte de ces faits, dont l'importance est cependant indéniable, nous sommes amenés à une seconde conclusion : si les deux conceptions en présence sont exactes dans ce qu'elles affirment, chacune d'elles est néanmoins incomplète.

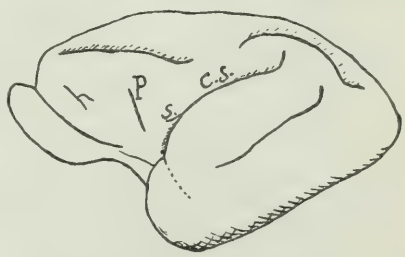


Fig. 37 *bis*. — Face externe de l'hémisphère gauche chez *Lemur mongoz* L., n° 1913-201. (D'après R. Anthony.)

III. — Or les faits négligés par les deux théories me semblent éclairer singulièrement le problème des homologies de la *præsylvia*. En effet :

1° La réduction de la *præsylvia* centrale, déjà très avancée chez certains Carnivores, comme nous venons de le voir, s'accentue encore chez les Lémuriens ; ces derniers possèdent en regard du *gyrus reuniens* un sillon oblique en haut et en avant, le *sulcus diagonalis*, que R. Anthony et A. S. de Santa Maria ont assimilé à la *præsylvia*, en raison de rapports profonds identiques ; or, si l'on prolonge la direction du bras antérieur de la *suprasylvia*, même si l'on s'adresse par exemple à *Chiromys mada-*

gascariensis E. Geoffr., dont le territoire central, fait unique parmi les Lémuriens, est entièrement exposé, on constate qu'elle rencontre la partie tout inférieure de la *præsylvia*, qui, du reste, n'atteint plus en bas la scissure rhinale antérieure; elle peut, dans certains cas, passer au-dessous de la *præsylvia*; nous pouvons donc affirmer que les Lémuriens possèdent une *præsylvia* centrale excessivement brève, ou même nulle (fig. 37 *bis*). Chez les Singes, on voit apparaître d'une manière très progressive — les Platyrhiniens nous fourniront plus loin tous les stades de cette progression — les deux sillons qu'il est possible d'homologuer à la *præsylvia* :

— l'un supérieur, représentant la *præsylvia* pour C. U. Ariens Kappers et qui, par sa situation et ses rapports, pourrait bien être essentiellement la *præsylvia* périphérique : la branche verticale de l'*arcuatus ;*

- l'autre, inférieur, que R. Anthony et A. S. de Santa Maria identifient à la *præsylvia* et qui, par sa situation et ses rapports, pourrait bien représenter essentiellement la *præsylvia* centrale : le fronto-orbitaire.

2° L'extension antéro-postérieure du lobe frontal étant une notion admise de tout le monde, la *præsylvia*, au-devant de laquelle se produit cet accroissement, se trouvera par lui refoulée d'avant en arrière et devra aborder la région convexe située en arrière d'elle ; cette région constituant chez les Singes une arête fortement saillante ou rebord sourcilier, le cortex est soulevé à ce niveau, si bien que la *præsylvia* ne pourra le chevaucher qu'à la condition indispensable de disparaître dans sa partie moyenne ; elle se verra donc nécessairement partagée en deux segments, supérieur et inférieur.

On est donc successivement obligé d'admettre que :

a. Les caractères essentiels de la *præsylvia* des non-Primates se retrouvent chez les Singes :

— dans le *sulcus arcuatus* (C. U. Ariens Kappers) ;
— dans le sillon fronto-orbitaire (R. Anthony et A. S. de Santa Maria).

b. Rien ne s'oppose à ce que l'*arcuatus* et le fronto-orbitaire, situés de part et d'autre du rebord sourcilier, passent pour représenter, à eux deux, la *præsylvia* des non-Primates, à la condition que l'on puisse expliquer la solution de continuité qui les sépare.

c. Si la *præsylvia* des Carnivores doit posséder un homologue chez les Primates, ce sillon, par suite du développement antéro-postérieur du cerveau frontal, sera transversal à la direction du rebord sourcilier ; mais la saillie aiguë du rebord sourcilier l'empêchant de subsister dans sa partie moyenne, il devra se scinder en deux rameaux.

Dès lors, tout se passe comme si la *præsylvia* était, en fait, représentée chez les Singes par :

— la branche verticale de l'*arcuatus* pour sa partie essentiellement périphérique ;
— le fronto-orbitaire pour sa partie essentiellement centrale.

On peut en tirer une troisième et dernière conclusion : *les deux théories en présence, reconnues exactes dans ce qu'elles affirment, reconnues incomplètes l'une et l'autre, pourraient être considérées comme complémentaires.*

***

La conception que je viens de faire entrevoir trouve une entière confirmation dans les données fournies par les Singes Platyrhiniens. Nous avons vu plus haut comment l'examen de leur cerveau permet de discerner toutes les étapes de l'individualisation de l'*arcuatus ;* toutefois, nous avions alors spécialement envisagé la branche horizontale de ce sillon, qui, contenue dans le *sulcus rectus* des Lémuriens, dériverait très probablement du *sulcus proreus* des Carnivores ; pour ce qui est de la branche verticale, il est également facile d'en suivre les progrès ; dans le genre *Lagothrix* en particulier, où, par suite d'importantes variations individuelles, on relève les principaux stades de son accroissement ; on note qu'elle apparaît comme une ramification du *sulcus rectus*, branchée à peu près perpendiculairement sur lui et dirigée vers le bas ; ce n'est que plus tard qu'elle dépassera vers le haut le niveau du *sulcus rectus*, lorsque sa branche horizontale se sera complètement séparée de ce dernier, c'est-à-dire dans le genre *Cebus*, *Eriodes*, *Ateles* ; elle atteindra à ce moment par son extrémité supérieure la hauteur du bord supérieur des noyaux gris centraux, ainsi que le montre la coupe horizontale figurée ci-contre, pratiquée sur un *Cebus capucinus*.

Fig. 38. — Rapports de la branche verticale de l'*arcuatus* avec les noyaux gris centraux chez un *Cebus capucinus* L. — G. N.

Parallèlement à ce processus, se produit l'individualisation du sillon fronto-orbitaire ; celui-ci se trouve en effet confondu tout d'abord avec le sillon orbitaire externe, de même que l'*arcuatus* ne faisait qu'un avec le *sulcus rectus*. La sillon provisoirement appelé P chez *Alouatta* dans un chapitre précédent (p. 14) semble être une première indication de fronto-orbitaire (Cf. *Alouatta ursina* H., n° 1913-361) ; *Brachyurus rubicundus* Is. Geof. donne fréquemment une idée parfaite de ce degré indifférencié en montrant un sillon orbitaire en H majuscule dont la branche longitudinale externe vient encocher la partie moyenne du rebord sourcilier et

qui doit donc être interprété comme un sillon fronto-orbitaire typique (Cf. *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., nº 1931-624) ; il ne se séparera occasionnellement de l'orbitaire externe que dans les genres *Lagothrix* et *Ateles* entraînant avec lui en dehors la barre horizontale de l'H (Cf. *Lagothrix lagotrica* H., nº 1931-628 et 1932-98 ; *Ateles ater* F. Cuv., nº 1933-338). On remarquera, d'autre part, que le sillon qu'il est convenu d'appeler «orbitaire» tout court en raison de son caractère simple chez des formes peu évoluées comme *Hapale*, *Mystax* (1), *Aotus*, *Callithrix*, *Saïmiri*, longe le versant inférieur du rebord sourcilier ; en d'autres termes, il occupe indiscutablement la situation du futur orbitaire externe, et dès lors il paraît très hasardeux d'admettre, comme plusieurs auteurs l'ont fait, que le sillon fronto-orbitaire n'est pas représenté chez les Singes inférieurs. On voit qu'en réalité chez les Platyrhiniens, que l'on prenne la série des cerveaux allongés ou celle des cerveaux courts, le fronto-orbitaire se montre dérivé de l'orbitaire externe, lequel est présent chez les formes les plus primitives, dès que le permet la taille de l'animal.

Si, maintenant, après avoir respectivement observé l'accroissement des deux fragments probables de la *præsylvia*, nous envisageons leurs rapports réciproques, nous constatons que, d'une manière constante, seule les sépare la saillie du rebord sourcilier ; dès que cette saillie diminue *(Lagothrix, Ateles)*, le fronto-orbitaire, incisant le rebord sourcilier, tend à se rapprocher de l'*arcuatus*. Il est aisé de comprendre comment les deux fissures ne se rejoignent pas en fait : c'est dans sa partie tout inférieure que le cerveau frontal des Primates s'agrandit le plus tardivement ; autrement dit, le fronto-orbitaire sera plus tardivement refoulé en arrière que l'*arcuatus*, qui est situé plus haut que lui (c'est pourquoi l'insula antérieure de Marchand, placée en arrière du fronto-orbitaire, ne se trouve entièrement operculisée que chez l'Homme) ; il en résulte que l'extrémité supérieure du fronto-orbitaire ne se placera pas exactement en regard de l'extrémité nférieure de l'*arcuatus*, mais sensiblement en avant d'elle. Cependant l'*arcuatus* ne peut être indéfiniment refoulé en arrière; déjà, chez *Cebus capucinus* L., les coupes horizontales indiquent qu'il est adossé aux noyaux gris centraux ; c'est pour cette raison que, chez les Anthropoïdes, où le rebord sourcilier s'atténue notablement, on note généralement une tendance plus nette du fronto-orbitaire et de l'*arcuatus* à se rapprocher l'un de l'autre. Bolk a même signalé leur fusion possible chez le Gorille, et l'Orang fournit quelquefois une disposition analogue.

Ainsi le rebord sourcilier apparaît comme un obstacle à leur jonction : dès qu'il s'amoindrit, les deux sillons tendent à se rejoindre, se rejoignant même d'une manière exceptionnelle chez les Anthropoïdes ; ils se comportent donc bien comme s'ils provenaient originellement de la même fissure.

Je répéterai, par conséquent, ce que j'avais laissé entendre plus haut : tout se passe comme si la *præsylvia*, obligée de chevaucher le rebord sour-

(1) Chez *Hapale* et *Mystax*, il est encore tout à fait inconstant.

cilier chez les Primates, s'effaçait dans sa partie moyenne pour donner deux tronçons séparés :

— l'un supérieur, ou branche verticale de l'*arcuatus* ;
— l'autre inférieur, ou sillon fronto-orbitaire.

J'ajouterai que, dans ces conditions, il est assez difficile d'accepter l'hypothèse de C. U. Ariens Kappers concernant le fronto-orbitaire et qui n'est qu'une conséquence logique de sa théorie incomplète de la *præsylvia* ; tout se passant comme s'il était le fragment inférieur de la *præsylvia*, on ne saurait voir en lui un sillon de nouvelle formation. En se référant du reste à Ziehen et à Elliot-Smith, Ariens Kappers ne consolide guère sa position, puisque, de ces deux auteurs, le premier n'exclut pas la possibilité, pour le fronto-orbitaire, d'être homologué à la *præsylvia* (1), et que le second pense — à tort à mon avis — que le fronto-orbitaire est l'homologue du *sulcus diagonalis* des Mammifères non-Primates (2).

B. — L'INSULA ET SES ANNEXES

La discussion des homologies de la limite antérieure de l'insula trouvait sa place naturelle dans les pages précédentes ; dans le présent chapitre, il sera fréquemment question des *gyri* de Heschl, de la circonvolution temporale supérieure et du territoire temporo-pariétal de R. Anthony et A. S. de Santa Maria, plissements qui ne font pas à proprement parler partie de l'insula. L'histoire de cette région si particulière est, en effet, inséparable de celle des lobes adjacents : le lobe frontal vient recouvrir les deux tiers antérieurs de sa surface, et l'extension du lobe temporal achève de la faire disparaître en profondeur. C'est pourquoi, après la brève allusion que j'ai faite plus haut à cet empiètement progressif, il convient maintenant d'en préciser le mécanisme et les conséquences par l'interprétation des opercules et des territoires operculisés.

(1) Ariens Kappers le reconnaît lui-même ; cf. *Cerebral localization*, p. 291 : « Ziehen consider. the orbitalis as the homologue of the intra-orbitalis of Carnivora (pinnipedia), and the fronto-orbitalis as a possible homologue of the presylvia. The latter opinion is also defended by Marchand and Holl. Ziehen, however, is more inclined to consider the arcuatus of *Simiæ* as the homologue of the *præsylvia* (like Turner), and in this case he supposes the *fronto orbitalis* to be a primate neo-formation. »

(2) G. Elliot-Smith, On the Morphology of the Brain in the Mammalia, with special reference to that of the Lemurs, Recent and Extinct. (*Trans. of the Lin. Soc. of London*, vol. VIII, part 10, 1903) : « In most Ungulates, in many Carnivores and in the *Bradypodidæ* and *Myrmecophaga*, a small oblique sulcus makes its appearance in the position exactly corresponding to that occupied by the fronto-orbital sulcus in the Primates : it is called the diagonal sulcus (Freeg) and is placed between the orbital and the suprasylvian sulci. It is highly improbable that a small oblique sulcus as the diagonal (especially in the Ungulates and in Bradypus) schould develop in the analogous position in three different Orders so as to exactly reproduce the features of the fronto-orbital sulcus of the Lemurs and Apes without being homologous. The probability that « diagonal », « fronto-orbital », and « anterior limiting » are merely different names for the corresponding furrows in different mammals is immeasurably greater than the reverse. »

1. — Les opercules.

Je traiterai brièvement ce premier point, car les opercules se présentent d'une manière simple chez les Singes Platyrhiniens, et les commentaires que justifie leur morphologie superficielle ne soulèvent pas de problème essentiel.

On connaît l'interprétation donnée par Broca de l'involution de l'insula humaine : au cours de l'ontogénie, les lobes environnant la scissure de Sylvius s'étendent graduellement par-dessus le territoire de l'insula, qu'ils finissent par cacher entièrement ; le rôle capital dans ce processus est joué par le lobe frontal, qui donne d'arrière en avant et de haut en bas les trois expansions suivantes :

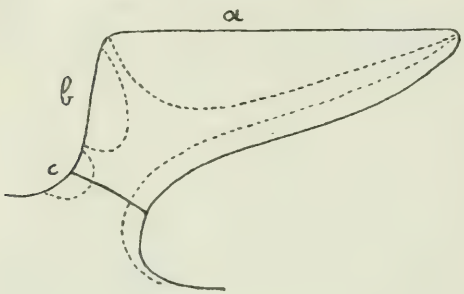


Fig. 38 *bis*. — Les opercules de l'insula. (D'après Broca.)

a. L'opercule sylvien, de beaucoup plus étendu ;

b. Le cap de la troisième circonvolution frontale, ou cap de Broca ;

c. Le lobule terminal de cette même circonvolution.

Ces expansions sont devenues respectivement par la suite : opercule fronto-pariétal ; opercule frontal ou cap de Broca ; opercule orbitaire. Chez l'adulte, on retrouve, mais plus prononcé, l'opercule orbitaire ; quant aux deux autres, ils entrent dans la composition du système que R. Anthony et A. S. de Santa Maria ont appelé en 1911 le bourrelet supérieur du complexe sylvien et qui comprend :

— l'opercule fronto-pariétal ;

— l'opercule du *gyrus reuniens*, divisible en deux parties dont l'antérieure représente l'opercule frontal ou cap de Broca ;

— l'opercule holopériphérique situé tout à fait à la terminaison postéro-supérieure du bourrelet, recouvrant à l'encontre des deux premiers une portion de territoire périphérique de R. Anthony et A. S. de Santa Maria.

Ce stade de l'Homme adulte représente naturellement le maximum de complication ; chez les Singes Platyrhiniens se trouve seul bien développé l'opercule fronto-pariétal ; l'opercule holopériphérique, qui le prolonge, demeure peu important ; l'opercule du *gyrus reuniens* est incomplètement formé ; quant à l'opercule orbitaire, il n'existe pas encore, du fait que l'insula antérieure de Marchand se maintient constamment à découvert.

a. *Opercule du « gyrus reuniens » :*

Toujours rudimentaire dans la série des Singes du Nouveau Monde, il se continue directement en avant avec l'extrémité postérieure du rebord sourcilier et, en arrière, avec l'opercule fronto-pariétal (1).

Le *gyrus reuniens* s'operculise suivant le *sulcus transversus gyri reunientis* de R. Anthony et de A. S. de Santa Maria, dans lequel, suivant ces auteurs, deux segments sont discernables comme je l'ai dit plus haut, une *pars anterior* et une *pars posterior* ; ces deux segments se raccordent l'un avec l'autre en regard de l'extrémité supérieure du *sulcus brevis anterior*. Chez les *Hapalidæ*, ainsi que chez *Aotus*, *Saïmiri*, *Alouatta*, *Callithrix*, il n'est possible de déceler que la *pars posterior* ; on peut affirmer qu'elle existe, bien que ses limites ne puissent être précisées en l'absence du *sulcus brevis anterior* et du sillon central (Voir note, page 47) ; dans les genres les plus élevés de la série, *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, au contraire, le *brevis anterior* apparaît d'une manière indiscutable, ainsi qu'une *pars anterior*, courte mais bien marquée ; du même coup se trouve éclairée la signification des diverses dispositions relevées dans le genre *Cebus* (Voir page 47), où le circulaire supérieur de Reil se terminait à son extrémité antérieure soit en s'infléchissant vers le bas, soit en se bifurquant : si l'on juxtapose ces aspects avec les précédents, il devient évident que la branche inférieure de bifurcation est la première ébauche d'un *brevis anterior*, et la branche supérieure, celle d'une *pars anterior*, du *sulcus transversus gyri reunientis*.

Chez les Anthropoïdes et l'Homme, la *pars anterior* s'accroîtra de plus en plus, à la fois vers l'avant, à mesure que se développera l'opercule du *gyrus reuniens*, et vers l'arrière, aux dépens de la *pars posterior*, qui se réduira notablement sous l'effet de l'involution de l'insula antérieure de Marchand (2).

b. *Opercule fronto-pariétal :*

L'opercule fronto-pariétal revêt une importance particulière non seulement en raison de son étendue le long du rebord supérieur du complexe sylvien, mais surtout parce que c'est suivant son axe que le lobe frontal présente sa plus grande extension en arrière et en bas. Peu développé chez les Platyrhiniens inférieurs, il n'exerce encore aucune influence sur l'aspect rectiligne, ou même parfois légèrement convexe vers l'avant, de la scissure de Sylvius ; c'est le cas des *Hapalidæ*, d'*Alouatta* et de *Callithrix*. Très rapidement (genres *Saïmiri*, *Alouatta*, *Pithecia*, *Brachyurus)*, la scissure de Sylvius se déprime pour dessiner une concavité orientée en avant et en

(1) On sait que, chez les Anthropoïdes et l'Homme, par contre, il est nettement limité, en avant par la branche verticale de la scissure de Sylvius, en arrière par le sillon subcentral antérieur ; ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut rencontrer une ébauche de subcentral antérieur dans la série des Platyrhiniens.

(2) L'involution de l'insula antérieure de Marchand amène en effet un déplacement d'avant en arrière du *sulcus brevis anterior*, et ce dernier, comme je viens de le signaler, indique par son extrémité supérieure la limite entre la *pars anterior* et la *pars posterior* du *sulcus transversus gyri reunientis*.

haut, qui, très prononcée dans le genre *Cebus*, devient une véritable angulation chez *Lagothrix*, *Eriodes* et *Ateles* ; dans ce dernier type, on peut même observer un coude à angle droit (1). Dans l'ouverture de cet angle sylvien, dont le sommet est marqué sur le versant inférieur de la scissure de Sylvius par le sillon temporo-pariétal n° 1, s'engagent, entraînées par l'extension de l'opercule :

— l'extrémité inférieure du sillon central, recourbée en crochet ;
— la partie postérieure de la branche horizontale de l'*arcuatus*, dont le développement semble directement en rapport avec celui de l'opercule (2).

Chez *Ateles*, la direction de ces deux sillons prolongée rencontre le sommet de l'angle sylvien et le sillon temporo-pariétal n° 1, le sommet d'un angle analogue situé sur le parallèle et également souligné par la présence d'une petite anfractuosité, enfin le bord inférieur de l'hémisphère ; ainsi le mouvement d'extension du lobe frontal se répercute au loin jusqu'à l'union des lobes temporal et occipital, étranglant à sa base la région temporale. En décrivant le cerveau des Atèles, j'ai fait remarquer la tendance de l'extrémité inférieure du sillon central et de la branche horizontale de l'*arcuatus* à se rejoindre vers le sommet de l'angle sylvien ; il semble intéressant de mettre cette disposition en parallèle avec celle que l'on relève dans le genre *Lemur*, où ces deux éléments, entrant dans la composition du *sulcus rectus*, sont évidemment confondus, et simplement distincts l'un de l'autre par une angulation variable, parfois très faible. Comme le signale C. U. Ariens Kappers, les données de la physiologie renforcent l'intérêt de ce rapprochement, puisque C. et O. Vogt ont montré qu'au point d'union de ces deux anfractuosités, ou au point vers lequel elles tendent à s'unir, se situe toujours le centre des mouvements de la mastication ; ceci vient appuyer singulièrement l'opinion selon laquelle l'extrémité inférieure du sillon central serait l'homologue d'au moins une partie du coronal des non-Primates.

c. *Opercule holopériphérique :*

Très réduit, il prolonge en haut et en arrière l'opercule fronto-pariétal, se rabattant sur l'étroit territoire temporo-pariétal suivant le *sulcus transversus anterior gyri suprasylviani* de R. Anthony et A. S. de Santa Maria. Il se poursuit sans limite de démarcation avec la lèvre antérieure du sillon intrapariétal chez *Aotus*, *Alouatta*, *Saïmiri* ; dans les formes les plus élevées : *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, un petit gyrus, habituellement profond,

(1) Cette éventualité se présente lorsque le second pli de passage pariéto-occipital externe, ayant complètement émergé, repousse en avant le pli courbe et, par conséquent, la partie haute de la scissure de Sylvius, renforçant ainsi l'action de l'opercule fronto-pariétal (Cf. *Ateles paniscus*, n° 1931-603).

(2) La branche verticale de l'*arcuatus*, au contraire, apparaissant comme un sillon compensateur de l'extension du *sulcus rectus* vers les noyaux gris centraux.

sépare l'intrapariétal du complexe sylvien ; ce pli de passage devient parfois superficiel et soulève à sa suite, vers la surface, la partie haute du territoire temporo-pariétal.

2. — Les territoires operculisés.

L'interprétation des territoires enfouis sous les opercules : territoire temporo-pariétal de R. Anthony et A. S. de Santa Maria, *gyri* de Heschl et lobe de l'insula, constitue probablement le problème le plus délicat que pose la morphologie néopalléale des Primates et, peut-être, des Mammifères. Sans entreprendre l'historique de cette question primordiale, que l'on trouvera par ailleurs brillamment exposée, avec tous les détails souhaitables, dans un récent travail de B. Petronievics (1932), il m'est indispensable d'indiquer tout au moins les principales théories successivement proposées pour expliquer la répartition et l'orientation des anfractuosités insulaires.

J'ai relaté ci-dessus la distinction établie par R. Anthony et A. S. de Santa Maria entre un territoire périphérique et un territoire central dans le néopallium des Mammifères, et nous avons vu que le territoire central des Carnassiers en particulier est entièrement exposé la plupart du temps ; axées sur la *pseudosylvia*, deux circonvolutions arquées emboîtées l'une dans l'autre occupent alors en grande partie la face externe de l'hémisphère : le *gyrus arcuatus* n° 1, limité extérieurement par l'*ectosylvia*, et le *gyrus arcuatus* n° 2, que borde la *suprasylvia*; ce système, qui résume les plissements du territoire central, est longé en bas et en avant jusqu'à la rhinale antérieure par la *præsylvia*, dont le sépare le *gyrus reuniens*.

On sait, d'autre part, qu'en 1809 Johann Christian Reil découvrait chez l'Homme et décrivait pour la première fois le lobe de l'insula, que l'on devait plus tard identifier dans l'ensemble de la série des Primates. Il fallut toutefois attendre quatre-vingts ans pour que l'homologie entre l'insula et le territoire central des Carnassiers fût entrevue par les anatomistes (1) ; c'est en effet en 1888 que Sir Wiliam Turner constata chez l'Ours polaire l'involution du *gyrus arcuatus* n° 1 dans la profondeur de la scissure de Sylvius et émit l'hypothèse, non sans réserve du reste, que cette circonvolution pourrait représenter l'insula de Reil des Primates (2). Le célèbre anatomiste anglais venait ainsi de fournir la donnée fondamentale qui devait être mise ultérieurement à profit, malgré T. Ziehen, Waldeyer et,

(1) Signalons toutefois qu'en 1870 P. Gervais remarquait que « les Lémuriens n'ont jamais plus de deux circonvolutions autour de la scissure de Sylvius, tandis que les Carnivores même les plus petits en ont trois ». (Cf. *Journ. de Zool.*, t. I, p. 27.)

(2) Sir W. Turner, Comparaison of the convolutions of the seals and walrus with those of the Carnivora, and of Apes and Man (*J. Anat. and Phys.*, vol. XXII, 1888, p. 567) : « If I am right in this indication, then I believe that the Island of Reil, which in the brain of the Apes and still more in that of Man is entirely concealed within the Sylvian fissure, is either the homologue of the Sylvian convolution of the carnivorous brain, or that the Sylvian convolution in the Carnivora represents both that convolution and a indication insula. »

pourrait-on dire, malgré TURNER lui-même (1) ; s'imposant peu à peu à l'esprit des chercheurs à mesure que de nouvelles investigations venaient la confirmer et l'élargir, elle permit de comprendre que, chez les Primates, c'est simplement la continuation de l'operculisation esquissée chez l'Ours — et quelques autres Carnassiers comme les Mustélidés et les Procyonidés — que l'on observe depuis les Lémuriens jusqu'à l'Homme inclusivement : après le *gyrus arcuatus* n° 1, le bras antérieur du *gyrus arcuatus* n° 2 disparaît à son tour, puis l'insula antérieure de MARCHAND, qui ne sera complètement recouverte que chez l'Homme ; cette conception paraît actuellement si évidente qu'on la considère dans tous les pays comme définitivement entrée dans le domaine classique.

Mais les grandes lignes de l'involution du territoire central étant admises, reste à savoir comment ses diverses anfractuosités se sont comportées durant ce processus ; autrement dit, on ne peut prétendre avoir compris la constitution de l'insula des Primates si l'homologie de ses sillons avec ceux du territoire central des non-Primates n'est pas précisée de manière rigoureuse. Les nombreuses divergences de vue que ce problème essentiel a suscitées depuis 1888 semblent montrer qu'aucune théorie ne peut encore être considérée comme entièrement satisfaisante ; parmi les auteurs les plus rapprochés de nous, il faut surtout retenir quatre grands noms : en Allemagne, Moritz HOLL ; en Angleterre Grafton, ELLIOT-SMITH ; en France, R. ANTHONY et A. S. DE SANTA MARIA ; les trois conceptions qu'ils représentent et que nous allons examiner résument d'une façon assez complète l'histoire des homologies de l'insula.

1° *Les homologies de l'insula d'après* M. HOLL :

HOLL estime que la base indispensable à l'élaboration d'une théorie de l'insula doit être l'interprétation du néopallium des Carnivores, et il en fait l'objet d'une importante étude préliminaire (1899), où ses recherches sur le cerveau de l'Ours l'amènent à admettre que :

a L'observation de W. TURNER est exacte ;
b. Si le sillon axial du territoire operculisé mérite toujours l'appellation de scissure de Sylvius (*sylvia vera*), la fente operculaire, de formation secondaire, ne doit pas être désignée sous le même nom : c'est une fausse scissure de Sylvius (*sylvia falsa*) ;
c. Les limites du *claustrum* ou avant-mur répondent en profondeur aux limites superficielles du territoire operculisé ou insula.

Ceci étant, il propose successivement deux conceptions de l'insula des Primates, en 1902 et en 1909 ; il ne sera question pour l'instant que de la seconde, puisque, dans l'esprit de l'anatomiste allemand, c'est elle qui se rapprocherait le plus de la solution définitive ; en voici les conclusions principales, je veux dire celles qui seront de la plus grande utilité pour comprendre les faits observés chez les Platyrhiniens :

(1) B. PETRONIEVICS fait en effet remarquer que, dans une étude publiée en 1890 sur l'anatomie comparée du cerveau, TURNER passe complètement sous silence sa découverte.

a. Le sillon longitudinal de l'insula des Primates est l'homologue de la *Sylvia vera* des Carnivores ; MARCHAND avait déjà reconnu en 1893 l'importance du longitudinal, sans avoir toutefois précisé sa signification ;

b. Le sillon central de l'insula et le circulaire postérieur de REIL correspondent respectivement aux branches antérieure et postérieure de l'*ectosylvia* des Carnivores.

Il résulte de ces deux premières assertions que la zone comprise entre le central et le circulaire postérieur de REIL, centrée sur le longitudinal, répond au *gyrus arcuatus* nº 1 des Carnivores.

c. Il est possible que le *gyrus arcuatus* nº 2 soit représenté chez les Primates par la circonvolution temporale supérieure (1), se continuant en avant par un gyrus qui s'insinue entre le circulaire postérieur et le circulaire supérieur de REIL (*gyrus insulo-temporalis*) ; un bref bourrelet, présent chez l'embryon humain et que HOLL appelle *gyrus postremus insulæ*, pourrait contribuer également à figurer le *gyrus arcuatus* nº 2.

d. Il faut distinguer chez l'Homme :

— une insula antérieure, l'*insula anterior* de MARCHAND, comprise entre le fronto-orbitaire et le *brevis anterior* ;

— une insula moyenne, s'étendant du *brevis anterior* au central ;

— une insula postérieure, située entre le central et le circulaire postérieur de REIL et séparée en deux par le longitudinal ; cette dernière représenterait le *gyrus arcuatus* nº 1 des Carnivores.

2º *Les homologies de l'insula d'après* G. ELLIOT-SMITH :

Après avoir admis l'exactitude de l'observation de W. TURNER et la distinction de HOLL entre *sylvia vera* et *sylvia falsa*, G. ELLIOT-SMITH, dans plusieurs publications dont les plus importantes datent de 1902 et 1904, pense que, tout en tenant compte du néopallium des Carnivores, on doit prendre surtout comme point de départ des homologies la disposition des plissements du Grand Fourmilier, *Myrmecophaga jubata*, chez qui l'on observe en effet une operculisation très avancée, avec involution du bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 2 ; G. ELLIOT-SMITH prête à ce type un intérêt primordial, disant qu'il est peut-être le plus intéressant de toute la série des Mammifères. Ayant eu la bonne fortune de disposer d'un hémisphère tout à fait anormal de *Myrmecophaga jubata*, dont le territoire central se présentait entièrement à découvert, l'auteur en conclut que, dans la forme habituelle, ce sont les mêmes sillons, ici exceptionnellement superficiels, que l'on retrouvera dans la profondeur ; en d'autres termes, l'*ectosylvia* étant rudimentaire sur l'exemplaire atypique, où sa branche antérieure était totalement absente, ce n'est pas à cette fissure qu'il faut attribuer le rôle de premier plan dans l'involution de l'insula, mais à la *suprasylvia*, constamment bien développée et profonde ; il s'ensuit que la

(1) Et donc la *suprasylvia* par le parallèle.

suprasylvia ne peut avoir pour homologue chez les Primates qu'un sillon également bien marqué et constant, pourvu, naturellement, qu'il occupe la même situation relative ; dans ces conditions, le circulaire supérieur de Reil, seul, peut correspondre à la branche antérieure de la *suprasylvia*.

La branche postérieure de la *suprasylvia*, ou *postsylvia*, répond au sillon parallèle des Primates.

Une troisième notion capitale qui se dégage des textes d'Elliot-Smith est que la *pseudosylvia* est représentée chez les Primates par le circulaire postérieur de Reil.

3° *Les homologies de l'insula d'après* R. Anthony *et* A. S. de Santa Maria :

Dans leurs six études publiées en commun de 1911 à 1913, R. Anthony et A. S. de Santa Maria ont donné un plan de description du néopallium mammalien, tendant à remplacer et à élargir celui de Broca et de Ecker, qui n'était applicable qu'aux Primates. En ce qui concerne l'insula, ces deux auteurs ont élaboré une théorie très complète qui s'inspire, à certains égards, des deux précédentes. Pour eux, comme pour Elliot-Smith, l'anfractuosité essentielle est la *suprasylvia*, mais le problème de ses homologies n'est pas aussi simple qu'il l'avait pensé : il

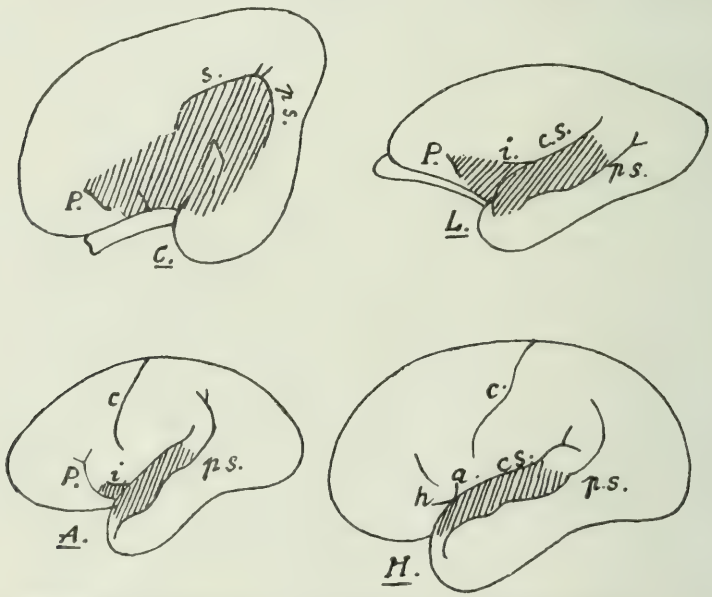


Fig. 39. — Progrès de l'operculisation du territoire central chez les Primates : C., *Chiromys* ; L., *Lemur* ; A., Anthropoïde ; H, Homme ; *ps.*, *postsylvia* ; *i.*, *incisura opercularis* ; *a. h.*, branche ascendante et horizontale du complexe sylvien. Le territoire central visible est en hachures. (D'après R. Anthony.)

convient en effet de remarquer que, chez les Primates les plus élevés, la branche antérieure de la *suprasylvia* se continue en avant et en bas par un sillon de nouvelle formation que recouvre superficiellement l'opercule du

gyrus reuniens et qui peut donc être appelé *sulcus transversus gyri reunientis*; d'autre part, en arrière et en haut, la *suprasylvia* se continue par le sillon temporo-pariétal nº 1 et, après une interruption variable au niveau de la circonvolution temporale supérieure, vient se confondre avec une partie du sillon parallèle.

La branche antérieure de l'*ectosylvia* serait absente et le sillon temporo-pariétal nº 2 pourrait être l'homologue de sa branche postérieure.

Quant à la *pseudosylvia*, elle deviendrait, comme l'avait supposé G. Elliot-Smith, le circulaire postérieur de Reil.

L'insula humaine se subdiviserait ainsi en deux parties :

a. L'insula antérieure, correspondant au *gyrus reuniens* des non-Primates et se partageant elle-même en : *pars anterior*, ou insula antérieure de Marchand ; *pars posterior*, ou insula moyenne de Holl ;
a. L'insula postérieure, représentant les bras antérieurs des *gyri arcuati* nºs 1 et 2 de Leuret.

R. Anthony et A. S. de Santa Maria ont résumé cette thèse en deux tableaux exposant, sous des aspects différents, les progrès de l'operculisation (fig. 36 et 39).

***

Selon Holl, somme toute, l'*ectosylvia* serait présente chez les Primates par ses deux branches, antérieure et postérieure, tandis qu'il serait très difficile de trouver l'équivalent de la *suprasylvia*. Elliot-Smith pense, au contraire, que cette dernière est essentielle, que son homologie se laisse aisément préciser ; quant à l'*ectosylvia*, il pourrait très bien se faire, par contre, qu'elle ait complètement disparu ; tel est le point capital qui sépare les deux théories et qui leur confère à l'une et à l'autre un caractère inachevé, étant donné que :

a. L'importance de la *suprasylvia* est fondamentale, en raison de sa précocité, de sa profondeur et de sa situation, comme je l'ai dit en parlant des limites du territoire central et du territoire périphérique ;
b. L'intérêt de l'*ectosylvia* dans toute la série des Mammifères est certain, puisque, dans les types où l'on constate l'involution du *gyrus arcuatus* nº 1 (l'Ours par exemple), c'est elle qui circonscrit le néopallium operculisé. Or, que se passe-t-il de plus chez les Primates ? Le bras *antérieur* du *gyrus arcuatus* nº 2 s'abaisse à son tour dans la profondeur ; dès lors, on ne voit pas pourquoi, brusquement, l'*ectosylvia entière* disparaitrait et, dans ces conditions, il est légitime de penser que son rôle n'est pas négligeable.

Mettant à profit cette première constatation, R. Anthony et A. S. de Santa Maria avaient minutieusement étudié les homologies des deux fissures : les résultats auxquels ils sont parvenus, et qui sont partielle-

ment une synthèse des idées des deux auteurs précédents, donnent ainsi réponse à la plupart des grands problèmes de l'insula, ce qui rend *a priori* leur conception particulièrement solide.

Mais un second point, sur lequel il n'est pas possible de concilier les vues de Holl et d'Elliot-Smith, est la signification que l'on doit attribuer à la *Sylvia vera* de Holl chez les Primates. Dans leurs premiers travaux, comme je l'ai dit, R. Anthony et A. S. de Santa Maria prirent parti pour Elliot-Smith en l'assimilant au circulaire postérieur de Reil ; il faut cependant soigneusement noter que, dans une étude toute récente sur le cerveau humain, R. Anthony (1935) identifiait la *sylvia vera* à un sillon antérieur au circulaire postérieur de Reil et occupant l'axe de l'insula ; étant donnée sa position, il ne pouvait s'agir que du longitudinal ; l'un de ses élèves, Mlle Friant, reproduisait la même idée en 1940, si bien que, pour ce qui est du moins de la *sylvia vera*, l'école française se rallie actuellement à l'avis de Holl.

Telles sont, dans leurs grandes lignes, les données en présence et les réserves immédiates qu'elles suggèrent.

***

Essai d'une nouvelle théorie des homologies de l'insula.

Pour comparer les anfractuosités du territoire central, je ne pense pas que les aspects les plus complexes de cette région soient en même temps les plus instructifs. Les Anthropoïdes et surtout l'Homme possèdent, au niveau de leur insula, un néopallium extrêmement riche en sillons, et pourtant il faut avouer que la présence de plusieurs d'entre ceux-ci est simplement due à la taille élevée du type considéré dans la série des Primates, à la subsphéricité du cerveau, comme l'a fait remarquer R. Anthony, et à l'état d'operculisation partielle ou totale de l'insula antérieure de Marchand ; certaines de ces fissures, disposées en éventail autour du *limen insulæ*, sont donc de formation secondaire et ne présentent par suite aucun intérêt dans l'établissement des homologies ; je dirai plus : elles peuvent dérouter le chercheur, en lui faisant perdre de vue les caractères fondamentaux de l'involution du territoire central.

Je suis en somme persuadé que les cerveaux de Singes de taille moyenne, où la subsphéricité peu marquée n'a pas déterminé l'apparition d'anfractuosités radiaires surajoutées, et où l'insula antérieure de Marchand, encore exposée, demeure lisse, constituent le matériel idéal pour ces recherches, parce que, sur de tels spécimens, les processus d'operculisation sont à la fois suffisamment avancés pour que les conclusions soient applicables aux Primates plus évolués (1), et cependant assez schématiques pour rappeler les procédés mis en œuvre chez les non-Primates.

Pour ces raisons l'étude des Singes Platyrhiniens, pris dans leur ensemble,

(1) En effet, chez l'Homme lui-même, on n'observe en plus que l'operculisation de l'insula antérieure de Marchadd, processus qui ne modifie pas les grandes lignes de l'involution de l'insula.

me paraît particulièrement indiquée pour éclairer le problème dont il s'agit, puisque l'on peut être assuré à l'avance que les résultats auxquels, éventuellement, elle aboutira, devront être pris en très sérieuse considération.

Je diviserai cet exposé en trois points, car retracer l'histoire de l'insula revient en définitive à discuter les homologies des trois sillons reconnus fondamentaux :

— la *sylvia vera* ;
— la *suprasylvia* ;
— l'*ectosylvia*.

1° *Homologies de la « sylvia vera » :*

La *sylvia vera*, qu'il est habituel, depuis Elliot-Smith, de désigner sous le nom de *pseudosylvia*, se place dans les non-Primates suivant l'axe du territoire central. Le longitudinal occupe chez les Primates la même situation et se montre d'apparition extrêmement précoce ; Marchand n'hésitait pas à prétendre qu'il représente le sillon principal de l'insula, ce que confirme pleinement l'examen du néopallium des Platyrhiniens ; la plupart du temps, leur insula ne comporte qu'un seul sillon, par conséquent fondamental, qui, par sa position et ses rapports vasculaires (1), ne peut être que le longitudinal ; l'affirmation de Holl, confirmée par les derniers travaux de R. Anthony, paraît donc indiscutable, car il n'est pas possible d'admettre qu'au niveau du territoire central se trouvent deux fissures offrant, d'une série à l'autre, les mêmes caractères, et qu'elles ne soient pas homologues.

2° *Homologies de la « suprasylvia » :*

Il est universellement reconnu, et je ne crois donc pas utile d'y insister, que la *suprasylvia*, à cause de sa précocité phylogénique et ontogénique, à cause également de ses rapports avec les noyaux gris centraux, représente l'élément essentiel du système de sillons arqués caractérisant le néopallium des non-Primates. C'est avant tout pour cela que R. Anthony et A. S. de Santa Maria l'avaient choisie pour limite à leur territoire central. Pour bien saisir sa signification, il est indispensable de se rappeler qu'elle longe extérieurement le *gyrus arcuatus* n° 2 et que le bras antérieur de cette circonvolution s'operculise entièrement chez les Primates, tandis que son bras postérieur y reste constamment à découvert, prenant le nom de circonvolution temporale supérieure ; il s'ensuit immédiatement que le sillon parallèle, bordant en bas et en arrière la circonvolution temporale supérieure, n'est autre que la branche postérieure de la *suprasylvia*, ou *postsylvia*, ainsi que le pensent R. Anthony et A. S. de Santa Maria ; les faits observés chez les Platyrhiniens concordent parfaitement avec ces conclusions, et ceci n'a rien d'étonnant, du moment que les lignes générales

(1) Je rappelle en effet que, dans la concavité de ce sillon, vient se loger l'artère du pli courbe (Voir plus haut, p. 48).

de l'involution du territoire central leur sont communes avec les autres Singes, surtout si l'on prend comme type de description la série des cerveaux globuleux. En dehors des critères morphologiques, du reste, les études histologiques de Brodmann ne laissent subsister aucun doute à ce sujet, la *postsylvia* séparant les aires 21 et 22 des Carnivores, comme le parallèle celles des Lémuriens, des Singes ou de l'Homme ; il faut seulement noter qu'il s'allonge notablement par son extrémité postérieure et supérieure, mais les motifs de cette modification n'apparaîtront que plus loin.

Pour ce qui est de la branche antérieure de la *suprasylvia*, l'opinion de R. Anthony et de S. A. de Santa Maria, complétant celle de G. Elliot-Smith, semble tout à fait satisfaisante : elle doit répondre en profondeur, comme elle le faisait en surface, au sillon le plus extérieur du territoire central, c'est-à-dire au circulaire supérieur de Reil ; mais ces deux fissures ne se confondent pas sur tout leur trajet, car en bas et en avant le circulaire supérieur de Reil se continue par un élément de formation secondaire, auquel ne saurait donc correspondre une partie de la *suprasylvia*, le *sulcus transversus gyri reunientis*, simplement amorcé (Singe) ou complètement développé (Homme), et dont l'apparition est consécutive à l'operculisation du *gyrus reuniens*.

Selon l'école française, les deux branches de la *suprasylvia* se raccorderaient en haut et en arrière chez les Primates, ou plus exactement tendraient à se raccorder, par l'intermédiaire du sillon temporo-pariétal n° 1. Après l'étude des Singes du Nouveau Monde, je crois qu'il faut en effet s'arrêter à cette interprétation. J'insisterai toutefois sur la signification spéciale que ce sillon temporo-pariétal n° 1 prend chez les Platyrhiniens à cerveau allongé et particulièrement chez les *Atelidæ*. Dans les formes les plus inférieures, il revêt sensiblement le même aspect sommaire que dans le genre *Lemur*. C'est une courte rigole, très haut située généralement par rapport à l'insula et transversale au territoire temporo-pariétal, qu'elle limite vers le haut ; *Aotus* et *Saïmiri* montrent bien cette disposition primitive. J'ai signalé plus haut que, dans les genres *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, l'extension de l'opercule fronto-pariétal s'exerce avec prédilection en direction de la partie moyenne de la scissure de Sylvius ; celle-ci se déprime en dessinant une véritable angulation, et c'est exactement au sommet de cet angle, ou angle sylvien, que vient alors se placer le temporo-pariétal n° 1, empiétant parfois sur la face externe de l'hémisphère. La poussée frontale peut être tellement accentuée que le sillon parallèle subit une déformation du même ordre, et il arrive qu'au point le plus saillant du coude ainsi tracé se creuse également un sillon dont la position rappelle, sur le parallèle, celle du temporo-pariétal n° 1 sur la scissure de Sylvius.

La *suprasylvia* paraît donc entièrement identifiable chez les Primates, ses deux branches étant présentes, réunies à leur sommet par le temporo-pariétal n° 1. Mais il faut noter, de plus, que les Lémuriens, les Singes et l'Homme possèdent, nous l'avons vu en traitant les opercules en haut et en arrière de la branche antérieure de la *suprasylvia*, une petite zone néopalléale, appartenant au territoire périphérique, mais qui se trouve néanmoins

entraînée en profondeur au cours de l'involution du *gyrus arcuatus* nº 2 ; elle est limitée en avant par le *transversus anterior gyri suprasylvani*, prolongeant à ce niveau la branche antérieure de la *suprasylvia*, ou circulaire antérieur de Reil, et se continuant en arrière, sans aucune démarcation, avec la partie toute supérieure de la première circonvolution temporale. C'est le territoire temporo-pariétal de R. Anthony et A. S. de Santa Maria caché sous l'opercule holopériphérique. Son évolution chez les Platyrhiniens est intéressante, car elle offre deux modalités assez différentes dans l'une et l'autre série que nous avons distinguées :

a. *Série des cerveaux courts.* — *Callithrix* présente ceci de commun avec la plupart des Lémuriens que l'extrémité postérieure et supérieure du sillon parallèle y demeure à distance de la terminaison de la scissure de Sylvius. Déjà cependant, elle la dépasse légèrement vers le haut, et chez *Pithecia* et *Brachyurus* ce mouvement, par lequel elle se rapproche du bord supérieur de l'hémisphère, deviendra beaucoup plus net ; dans le genre *Cebus*, les deux fissures se sont unies superficiellement, et le parallèle se poursuit au delà du point de la jonction, dans l'ouverture de l'intrapariétal, pour constituer le *processus acuminis.* Ces modifications résultent de l'application de deux phénomènes s'exerçant en sens inverse :

— le développement important du lobe frontal et, du même coup, des opercules insulaires ;

— l'extension du lobe occipital, à peine esquissé chez les Lémuriens, et du système des plis de passage de Gratiolet.

Le *gyrus arcuatus* nº 2, limité extérieurement par la *suprasylvia* antérieure (circulaire antérieur de Reil) et le parallèle, se trouve pris de la sorte entre les deux branches d'un étau ; comme ces deux anfractuosités tendaient déjà à converger par leur extrémité supérieure, elles y parviennent en fait, chacune se continuant vers le haut sous l'action conjuguée de ces forces ; seul désormais les maintient séparées un étroit gyrus profond. La conséquence de ce processus est qu'une étroite bande triangulaire, le territoire temporo-pariétal, se trouve insérée entre le prolongement de la *suprasylvia* et celui du parallèle ; on peut en préciser la signification en rappelant que chez les Carnivores, surmontant les *gyri arcuati* nºs 1 et 2 qui constituent le territoire central, une troisième circonvolution en fer à cheval, périphérique celle-là, sépare la *suprasylvia* du sillon latéral : le *gyrus arcuatus* nº 3 de Leuret ; c'est donc à ce *gyrus* qu'est emprunté le territoire temporo-pariétal ; mais son bras antérieur étant totalement à découvert, on est en droit d'affirmer que cette plage triangulaire se forme uniquement aux dépens de son bras postérieur.

b. *Série des cerveaux allongés.* — Tous les types qui vont être maintenant passés en revue se distinguent des précédents par deux faits remarquables. Tout d'abord, la scissure de Sylvius ne rejoint pas le parallèle, même en surface ; ensuite et surtout, quels que soient le

genre et l'espèce, le bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 3 est toujours operculisé, et c'est pourquoi, en décrivant l'insula et ses annexes, je faisais remarquer que l'intrapariétal continuait la direction de la scissure de Sylvius ; jamais, dans l'autre série, une disposition de ce genre ne s'observait ; il s'agit d'un plan d'organisation des plissements tout à fait spécial, qui ne se rencontre par ailleurs que chez *Nycticebus*, parmi les Lémuriens ; je discuterai plus loin la portée de ces observations. D'autre part, le sillon parallèle n'a aucune tendance à rejoindre la scissure de Sylvius (1) ; autrement dit, le territoire temporo-pariétal s'ouvre largement en haut et en arrière sur le territoire périphérique non operculisé.

La constatation de ces faits entraîne aux considérations suivantes :

— D'*Aotus* à *Ateles*, les rapports à distance de la scissure de Sylvius et du parallèle traduisent le libre développement vers l'arrière, du lobe occipital, que celui-ci soit encore à peu près lisse (*Aotus*, *Saïmiri*, *Alouatta*) ou couvert des plissements si complexes qui le caractérisent dans les formes supérieures (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*). Le déploiement superficiel, partiel ou total, des plis de passage externes de Gratiolet procède de la même cause ; aussi, lorsque leur apparition en surface tend à se produire chez les Catarhiniens (Anthropoïdes) ou se produit en fait chez l'Homme, rendu possible cette fois par une extension du lobe occipital vers le bas, on relève un aspect identique du parallèle vis-à-vis de la scissure de Sylvius ; l'allongement du cerveau (*Atelidæ*), ou au contraire l'acquisition d'une forme subsphérique (Anthropoïdes, Homme) amène donc ici des conséquences similaires, car ces deux processus ont pour effet commun l'étalement du lobe occipital.

— *Aotus* n'a qu'un territoire temporo-pariétal très réduit ; une petite dépression y trace imparfaitement la limite supérieure d'un *gyrus transversus* de Heschl rudimentaire ; *Saïmiri* n'est guère plus évolué sur ce point ; *Alouatta*, en raison de sa taille, montre un gyrus de Heschl généralement assez saillant ; enfin, dans les genres les plus élevés, *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, les mêmes éléments sont présents, mieux limités et plus largement indiqués. Dans l'ensemble, on retrouve a cet endroit une topographie très proche de celle de la première série, malgré l'involution du bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 3 ; ici encore, c'est donc uniquement le bras postérieur de ce *gyrus* qui fournit le territoire temporo-pariétal. Mais, dans ces conditions, qu'est devenu le bras antérieur dans cette deuxième série ? Une seule solution est possible : *il s'est complètement annulé quand l'intrapariétal est venu prolonger la scissure de Sylvius.* Cette remarque, qui sera d'une aide précieuse pour l'interprétation du troisième sillon fondamental de l'insula, éclaircira le problème le plus important que posent les homologies de ce lobe si particulier.

(1) Sauf à titre d'anomalie, comme sur l'hémisphère droit d'*Eriodes arachnoïdes* E. Geof., nº 1880-1524.

3° *Homologies de l'* « *ectosylvia* » :

Adoptant le même plan que pour la *suprasylvia*, j'examinerai successivement les deux branches de l'*ectosylvia*, la postérieure puis l'antérieure.

a. *Branche postérieure.* — G. Elliot-Smith avait été conduit à penser que l'*ectosylvia* n'était pas figurée chez les Primates, parce que le point de départ qu'il avait choisi était faux : ayant admis que la *sylvia vera* de Holl devait répondre au circulaire postérieur de Reil, il lui était impossible, nous allons le voir, d'identifier l'*ectosylvia* postérieure ; quant à l'antérieure, il pensait qu'elle devait être constamment absente, de même que sur cet exemplaire anormal de *Myrmecophaga jubata* dont j'ai parlé. Sa théorie cependant apparaissait si simple et si claire, comme du reste tous les textes du célèbre anatomiste, qu'elle induisit en erreur plusieurs chercheurs contemporains, leur faisant oublier sur certains points les acquisitions les plus sûres concernant l'histoire de l'insula.

J'ai souligné précédemment le fait que le bras postérieur du *gyrus arcuatus* n° 1 n'est le siège d'aucune operculisation chez les Primates ; on peut le suivre d'un type à l'autre, depuis l'Ours jusqu'à l'Homme, constater qu'il subit seulement des changements d'orientation et affirmer qu'il répond à la circonvolution temporale supérieure des Lémuriens, des Singes et de l'Homme ; le sillon qui le longe en arrière, ou *suprasylvia* postérieure, correspond par conséquent à celui qui borde en arrière et en bas la circonvolution temporale supérieure, ou sillon parallèle. Mais, s'il en est ainsi, sa limite antérieure à son tour, obligatoirement, répondra à la limite antérieure et supérieure de cette circonvolution ; en d'autres termes, il faut assimiler l'*ectosylvia* postérieure au circulaire postérieur de Reil, sous peine de devoir renoncer à l'homologie, pratiquement irréfutable, de ces deux plissements.

b. *Branche antérieure.* — Une dernière fois, je reviendrai un instant à l'Ours de Sir William Turner et de Moritz Holl. Le territoire operculisé, constitué exclusivement à ce stade par le *gyrus arcuatus* n° 1, se trouve limité de toutes parts — sauf en bas, naturellement — par l'*ectosylvia* ; étalé sur les noyaux gris centraux, il affecte avec eux des rapports intimes ; quant à l'*ectosylvia* antérieure, non seulement elle ne s'est pas amoindrie en regard de ce qu'elle était chez les Carnivores moins évolués, le Chien ou le Chat par exemple, mais, par sa profondeur et sa position vis-à-vis des noyaux gris centraux, elle fait désormais figure de fissure fondamentale ; pendant le même temps, la *suprasylvia* antérieure a nécessairement perdu ses connexions profondes du fait qu'elle s'est déplacée avec l'opercule ; les coupes pratiquées par R. Anthony sur l'Ours maritime (*Thalassarctos maritimus*) montrent que c'est désormais une anfractuosité superficielle. L'operculisation de la première circonvolution arquée, en somme, a entraîné une inversion dans l'importance relative de

ces deux éléments. Ces premières constatations étant faites, quel sera le résultat de l'involution du bras antérieur de la deuxième circonvolution arquée ? Il est permis de penser qu'il renforcera l'effet du processus précédent et que la *suprasylvia* antérieure ira tout simplement rejoindre l'*ectosylvia* antérieure ; celle-ci, solidement fixée par ses rapports avec les noyaux gris et l'avant-mur, ne se laissera sans doute pas refouler. Ceci toutefois n'est qu'une hypothèse, mais nous allons voir maintenant que, appuyée par des faits solidement établis, elle acquiert un caractère de quasi-certitude et doit entraîner la conviction. Les Platyrhiniens à cerveau allongé nous ont fait assister à la disparition en profondeur du bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 3 ; cette involution, fort curieuse par son caractère exceptionnel dans la série des Primates, ne s'écarte pas cependant du schéma habituel par les circonstances qui provoquent son apparition ; il a suffi, pour l'occasionner, que la poussée frontale se soit exercée sur toute la hauteur de l'hémisphère au lieu de se localiser dans ses deux tiers inférieurs, ce qui est probablement en relation avec la forme surbaissée du cerveau ; l'opercule fronto-pariétal a donc refoulé le bras antérieur de la troisième circonvolution arquée, comme il avait refoulé le bras antérieur de la seconde ; autrement dit, les deux processus se sont produits dans les mêmes conditions. Or le résultat de cette évolution exceptionnelle présentée par les Platyrhiniens à cerveau allongé est singulièrement net : le bras antérieur du *gyrus* nº 3 s'annule, et l'extrémité inférieure du sillon intrapariétal vient se confondre avec la terminaison de la scissure de Sylvius (ou, si l'on préfère, le prolongement de la *suprasylvia* antérieure). Comme il n'est pas possible que des phénomènes identiques puissent avoir des effets différents, j'admets que, l'opercule fronto-pariétal déterminant de même l'involution du bras antérieur du *gyrus* nº 2, la *suprasylvia* antérieure vient rejoindre l'*ectosylvia* antérieure et que le circulaire supérieur de Reil représente ces deux sillons confondus (1).

***

Cette théorie de l'insula et de ses annexes peut se résumer de la façon suivante :

1º La *sylvia vera* a pour homologue le longitudinal chez les Primates ;

2º L'*ectosylvia* antérieure et la *suprasylvia* antérieure se confondent pour donner le circulaire supérieur de Reil ;

3º La *suprasylvia* postérieure correspond au sillon parallèle ; entre les deux branches de la *suprasylvia* et figurant sa partie la plus haute, s'intercale le sillon temporo-pariétal nº 1.

4º Chez tous les Primates, en mettant à part le *Chiromys* de Madagascar,

(1) En mettant à part, évidemment, le *sulcus transversus gyri reunientis.*

dont le territoire central demeure entièrement exposé, l'operculisation porte sur le *gyrus arcuatus* nº 1 et le bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 2 ; chez les Singes du Nouveau Monde à cerveau allongé : *Aotus*, *Alouatta*,

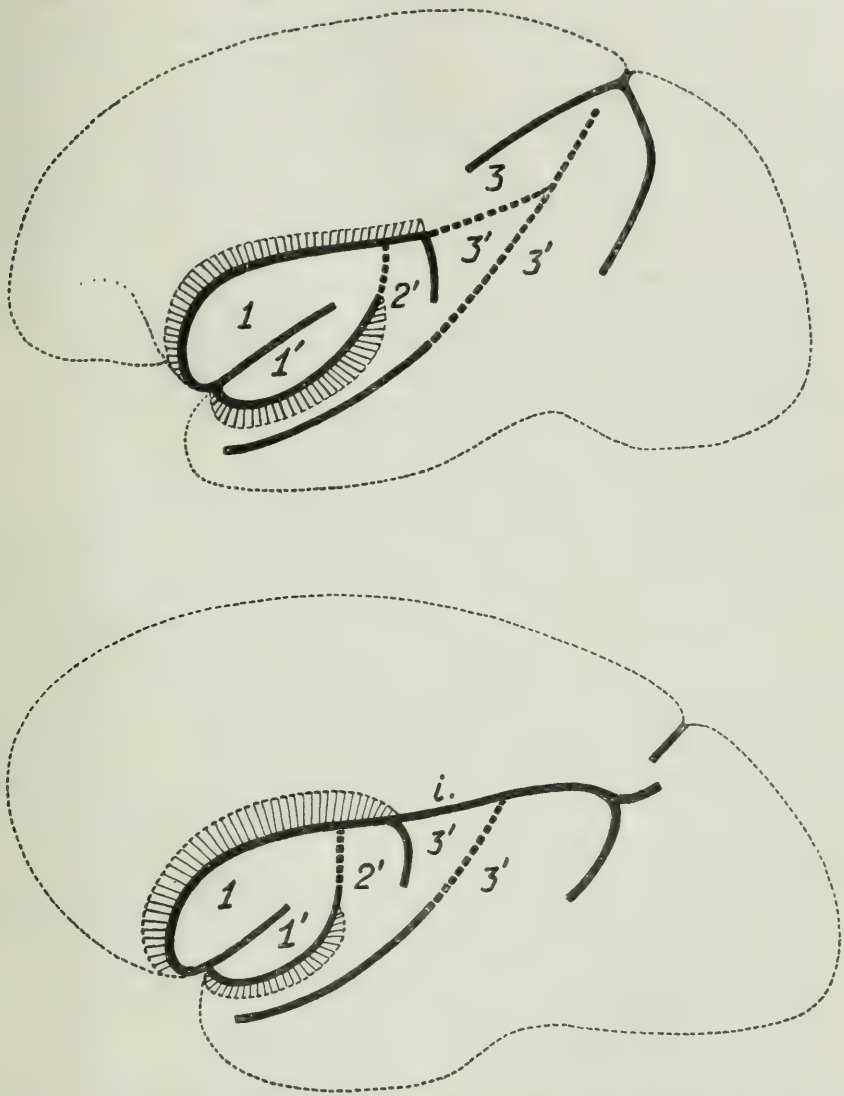


Fig. 40. — Schématisation des homologies de l'insula et de ses annexes : en haut, chez les *Cebidæ* ; en bas, chez les *Atelidæ* ; 1, 1', bras antérieur et postérieur du *gyrus arcuatus* nº 1 de LEURET ; 2', bras postérieur du *gyrus arcuatus* nº 2 ; 3, 3', bras antérieur et postérieur du *gyrus arcuatus* nº 3.

Saïmiri, *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, elle atteint en outre le bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 3, qui s'involue alors complètement.

5º Dès que le développement des lobes frontal et occipital est suffi-

samment marqué, la *suprasylvia* antérieure et le parallèle se prolongent en haut et en arrière et convergent, englobant une zone triangulaire de néopallium périphérique, le territoire temporo-pariétal de R. Anthony et A. S. de Santa Maria (*Cercopithecidæ*, Platyrhiniens à cerveau globuleux : *Callithrix*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus*) ; ultérieurement, lorsque le lobe occipital se déploie par suite de la forme subsphérique (Anthropoïdes, Homme) ou au contraire allongée (Platyrhiniens de la deuxième série), qu'acquiert le cerveau, les deux sillons s'écartent à nouveau.

6° Pour être complet, je dois ajouter ici l'une des conclusions du chapitre précédent : la *presylvia*, scindée en deux rameaux chez les Primates, répond :

a. par sa partie inférieure, à l'orbitaire externe des Singes inférieurs au fronto-orbitaire des Anthropoïdes et des Platyrhiniens les plus élevés, et au circulaire antérieur de Reil de l'Homme ;
b. par sa partie supérieure, à la branche verticale du *sulcus arcuatus* des Singes et au précentral inférieur de l'Homme.

Le territoire compris entre la *præsylvia* et le *brevis anterior* représente l'*insula anterior* de Marchand, ou *gyrus reuniens* des Carnivores.

Ainsi le *gyrus arcuatus* n° 1 et le *gyrus reuniens* se retrouvent dans toute la série des Primates, constituant les deux parties fondamentales de leur insula. Il est généralement impossible, chez les Primates comme chez les Carnivores, de situer avec précision la limite commune de ces deux zones ; dans le groupe des Singes Platyrhiniens en particulier, l'insula reste absolument lisse dans la plupart des cas, du *brevis anterior* jusqu'au longitudinal ; chez les Anthropoïdes et surtout l'Homme, cependant, le sillon central, élément radiaire d'apparition secondaire, se place entre le *brevis anterior* et le longitudinal, et il paraît légitime de penser avec R. Anthony et A. S. de Santa Maria qu'à son niveau viennent s'adosser le *gyrus reuniens* et le *gyrus arcuatus* n° 1. Ceci nous conduit à discerner dans l'insula des Primates :

— l'insula antérieure, correspondant au *gyrus reuniens* et comprenant d'avant en arrière :

a. l'*insula anterior* de Marchand ;
b. l'insula moyenne.

— l'insula postérieure, assimilable au *gyrus arcuatus* n° 1 de Leuret et occupant tout le territoire placé entre le central et le circulaire postérieur de Reil. Le *gyris arcuatus* n° 2 ne participe donc pas à la constitution de l'insula : son bras antérieur s'annule, son bras postérieur forme la circonvolution temporale supérieure et sa partie moyenne, les *gyri* de Heschl.

Cette conception rejoint partiellement les derniers travaux de R. Anthony, signalés plus haut ; reconnaissant l'importance du longitu-

dinal, qu'il pense désormais être l'homologue de la *sylvia vera*, R. ANTHONY eût probablement été amené, dans des recherches ultérieures, à tirer la conséquence logique de cette interprétation : si le longitudinal représente effectivement la *sylvia vera*, le territoire placé en arrière de lui correspond au bras postérieur du *gyrys arcuatus* n° 1, lequel entre, de ce fait, dans la composition de l'insula postérieure.

Il me semble tout à fait artificiel au contraire, en raison de la signification que l'on doit accorder au longitudinal, de choisir ce sillon, ainsi que Mlle FRIANT (1940) l'a fait récemment, comme limite commune de l'insula antérieure et de l'insula postérieure, car, pas plus chez les Primates que chez les Carnivores, il ne sépare les deux régions fondamentales du territoire central, le *gyrus reuniens* et les *gyri arcuati*.

II. — RÉGION PARIÉTO-TEMPORO-OCCIPITALE

La région pariétale des Lémuriens se prolonge vers l'arrière, sur toute sa hauteur, par le lobe occipital ; ce n'est que plus tard, chez les Singes, et nous verrons de quelle manière, qu'au-dessous d'elle s'individualise à son tour le lobe temporal ; la solidarité d'évolution de ces trois zones contiguës légitime l'emploi du terme : région pariéto-temporo-occipitale ; toutefois, pour mieux faire ressortir les caractères évolutifs de ce territoire dont la complexité est bien connue, je le dédoublerai pour considérer successivement :

— la région pariéto-occipitale proprement dite ;

— la région temporo-occipitale proprement dite.

Ce plan me conduira à scinder le système de circonvolutions qu'on désigne sous le nom de plis de passage de GRATIOLET en deux groupes : pariéto-occipital et temporo-occipital ; je me conformerai ainsi, à l'encontre de ce que font généralement les auteurs contemporains, à la définition qu'il en avait lui-même donnée en la décrivant pour la première fois. Cette discrimination, inutile dans une revue rapide de la région pariéto-temporo-occipitale, me paraît au contraire indispensable dès que l'on veut aborder — et tenter de solutionner — les problèmes divers et importants que soulève sa topographie.

A. — RÉGION PARIÉTO-OCCIPITALE

Les descriptions ci-dessus montrent qu'à partir d'un certain degré d'évolution la région pariéto-occipitale se couvre d'un grand nombre de plissements ; j'ai fait constater également au passage l'instabilité de sa topographie chez les Platyrhiniens supérieurs, caractère qui se trouve porté à son maximum chez *Ateles*, où les variations individuelles, compte tenu de l'âge, sont ordinairement fort marquées.

L'ensemble de ces phénomènes est attribuable en grande partie à l'aug-

mentation de volume du lobe occipital et au trouble qu'il apporte dans la croissance des autres parties du cerveau ; pris en effet entre le cervelet, qui ne se laisse pas refouler sans résistance, et la poussée frontale, dont nous connaissons maintenant toute l'ampleur, il ne lui est pas possible d'atteindre son entière extension vers l'avant sans contrarier celle du lobe pariétal vers l'arrière ; aussi, à la limite de ces deux lobes, qui s'affrontent ainsi dans leur développement en sens inverse, voit-on se constituer peu à peu une zone d'allure extrêmement complexe, dont les anfractuosités indiquent et, une fois interprétées, expliquent *cet antagonisme pariéto-occipital.*

P. Gratiolet, déjà, avait entrevu les problèmes que traduisent de telles dispositions morphologiques. Dans les conclusions de son célèbre mémoire sur les plissements cérébraux de l'Homme et des Primates, il fait observer que les différents lobes ne se partagent pas la surface de l'hémisphère, à mesure qu'ils s'étendent, sans entrer en conflit les uns avec les autres :

« *Ces lobes*, écrivait-il, *si j'ose ainsi m'exprimer*, *se disputent la surface de l'hémisphère cérébral.* Si l'un d'eux s'agrandit, il refoule le lobe voisin ; l'espace que l'un gagne, l'autre le perd. Ce qui se dit des lobes peut se dire également des plis cérébraux. »

Et, dans le cours du même ouvrage, envisageant plus spécialement la région pariéto-occipitale, il y décrit un système de circonvolutions arquées, ou « plis de passage », résultant de cet antagonisme de développement des lobes et situées de part et d'autre de l'incisure pariéto-occipitale (scissure perpendiculaire de Gratiolet) ; ils seront envisagés plus loin dans le détail.

L'importance de l'incisure pariéto-occipitale devait être mise en relief par Broca, qui, s'inspirant des données fournies par Gratiolet, concevait la constitution du lobe occipital de la manière suivante : « La séparation du lobe occipital résulte d'un plissement transversal, rendu nécessaire par l'insuffisance de l'espace dans le sens de la longueur. La partie post-rolandique de l'hémisphère, repoussée en arrière par le lobe frontal, regagne une partie de l'espace perdu en se prolongeant au-dessus du cervelet, qu'elle recouvre entièrement et que parfois même elle déborde. Mais ce n'est pas assez : les circonvolutions longitudinales se trouvent trop longues encore pour l'espace qui leur est laissé, et elles deviennent le siège d'un plissement transversal qui s'effectue à la fois sur la face interne et qui produit la scissure occipitale (1) (ou scissure perpendiculaire de Gratiolet)... Ce qui est en arrière de la scissure occipitale forme le « lobe occipital ».

Pour Broca, le manque d'espace que doit subir la partie post-rolandique de l'hémisphère joue donc un rôle essentiel dans la constitution de la morphologie définitive : il la contraint à se plisser transversalement, déterminant l'apparition de l'incisure pariéto-occipitale et, par suite, la séparation du lobe occipital ; le lobe pariétal se trouve du même coup délimité en arrière.

(1) Actuellement appelée incisure pariéto-occipitale.

Enfin, D. J. Cunningham, en 1892, précise les rapports des lobes entre eux au cours de la phylogénie et surtout de l'ontogénie ; s'appuyant sur les conceptions de Gratiolet, His, Broca, il tenta de se représenter exactement l'antagonisme de développement des diverses parties du cerveau en établissant un grand nombre d'indices ; c'est ainsi que, pour la région pariéto-occipitale, il calcula des indices pariétal et occipital, de même que la taille relative de l'*arcus parieto-occipitalis* (premier pli de passage externe) ; par ses mesures, il est le premier à s'être fait de quelques aspects de l'antagonisme pariéto-occipital une idée rigoureuse — bien qu'incomplète.

Dans l'exposé qui va suivre du mécanisme de cet antagonisme, je ferai maintes fois allusion aux travaux qu'il a suscités, retenant ce qui me semble devoir devenir ou demeurer classique et y ajoutant le résultat de mes observations sur les Platyrhiniens.

***

On sait que, d'une manière générale, le lobe occipital est totalement absent dans la série des Mammifères non-Primates ; chez un Canidé ou un Félidé par exemple, et en principe chez la plupart des Carnivores, le système de circonvolutions concentriques disposé autour de la *pseudo-sylvia* et connu depuis Leuret, occupe l'ensemble du néopallium à la face externe de l'hémisphère. Chez l'Ours, toutefois, qui possède un cerveau plus évolué à divers égards, s'observe, en arrière du post-latéral, une zone assez étendue, parcourue par une série de petits sillons, les paracaudaux, et qu'il est convenu de considérer comme la première indication d'un lobe occipital. Cette ébauche s'étend considérablement dans l'Ordre des Primates, et sa surface se plisse en un appareil circonvolutionnaire très dense, empiétant à la fois sur les lobes pariétal et occipital ; d'après leur origine et leur orientation, je répartirai les anfractuosités, telles qu'elles s'offrent chez les Platyrhiniens, en deux grands groupes :

— le premier, interne, orienté longitudinalement : le *complexe calcarin* ; c'est le plus précoce ontogéniquement et phylogéniquement ;

— le second, à la fois interne et externe, dirigé transversalement : le *complexe pariéto-occipital* proprement dit ; c'est le plus important par l'étendue qu'il occupe et, par suite, le nombre des fissures qui le composent.

L'évolution de ces deux systèmes, dont les Platyrhiniens fournissent des stades extrêmement variés, éclaire singulièrement le mécanisme, superficiel et profond, de l'antagonisme pariéto-occipital.

1. — Évolution du complexe calcarin.

C'est une notion classique que le complexe calcarin dérive de la fosse striée du fœtus. Chez un fœtus de Primate suffisamment jeune, par exemple un fœtus humain de quatre mois, la face interne de chaque vési-

cule télencéphalique se montre parcourue sur toute sa longueur par un anfractuosité en arc de cercle, la *fissura hippocampi*, qui, embrassant dans sa concavité le hile du cerveau, envoie vers le bord supérieur de l'hémisphère toute une série d'incisures radiaires ; celles-ci, essentiellement transitoires, sont destinées à disparaître bientôt, à l'exception cependant de la plus postérieure, dont le rôle au contraire ne fera que s'accroître, car c'est elle qui donnera naissance au complexe calcarin ; elle prend désor-

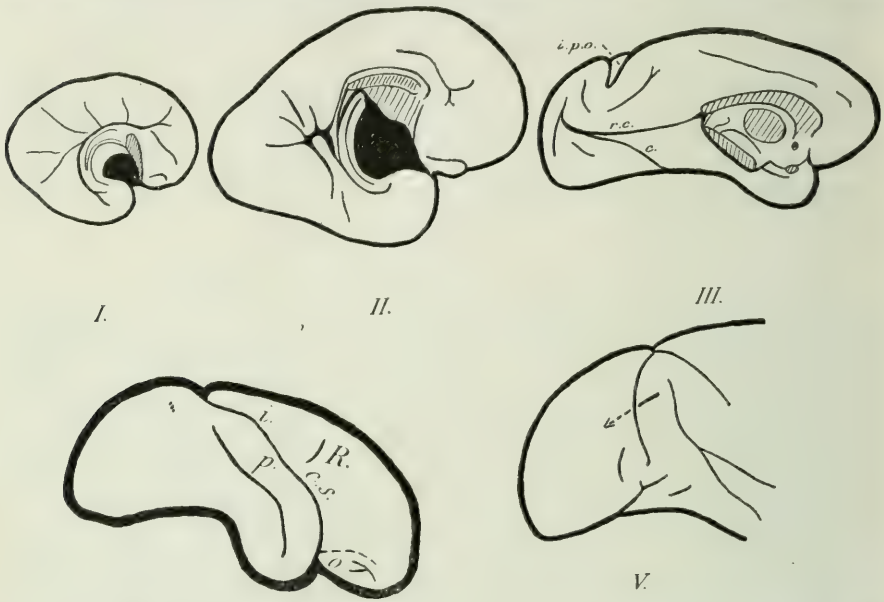


Fig. 41. — I, face interne de l'hémisphère gauche chez un embryon humain de 10cm,2 (d'après Retzius) ; II, face interne de l'hémisphère gauche chez un embryon humain de 21cm,5 (d'après Retzius) ; III, face interne de l'hémisphère gauche chez *Saïmiri sciureus* L., n° 1928-13 ; IV, face externe de l'hémisphère droit chez le même ; V, région pariéto-occipitale externe droite chez *Cebus apella* L., n° 1932-313 ; la flèche s'engage dans la fente operculaire.

mais le nom de *fosse striée*, en raison de sa profondeur et de la situation spéciale qu'elle occupe à la surface du manteau : à son niveau, en effet, la structure histologique du cortex se modifie, la strie externe de Baillarger s'élargissant pour former la strie de Gennari, caractéristique de l'écorce visuelle.

Béante à ce stade, la dépression primordiale présente alors deux lèvres épaisses, supérieure et inférieure, entre lesquelles se distingue nettement le fond de la fosse ; elle se refermera peu à peu de haut en bas ; le cerveau du fœtus de *Cebus* sp. n° 1900-402 illustre le terme de ce processus ; les deux lèvres de la dépression viennent ainsi au contact l'une de l'autre et, extérieurement, on ne distinguera plus qu'une simple scissure ; mise en évidence dès la fin du XVIIIe siècle par Vicq d'Azir, qui la représenta pour la première fois en 1786, cette dernière fut minutieusement étudiée par Cruveilhier (1852), qui releva ses rapports avec la cavité axiale du lobe

occipital, ou cavité digitale, et la désigna pour cette raison sous le nom

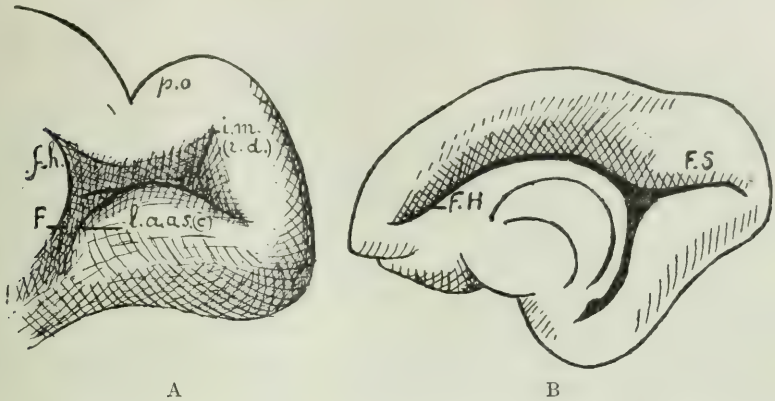


Fig. 42. — A, région postérieure de la face interne de l'hémisphère droit d'un cerveau de fœtus, métis de *Macacus rhesus* ♀ et de *Macacus cynomolgus* ♂ (Coll. Anat. Comp. Mus., n° 1901-420) ; B, face interne de l'hémisphère droit d'un cerveau de *Cebus* sp. (Coll. Anat. Comp. Mus., n° 1900-402). — G. N. × 3. (D'après R. Anthony, *Revue anthropologique*, 1917.)

d'*anfractuosité de la cavité digitale* ; son importance dans l'Ordre des Primates fut reconnue par Gratiolet (1854), et c'est enfin Thomas Huxley qui proposa de l'appeler scissure (1) calcarine, consacrant ainsi l'intérêt de ses connexions avec la cavité digitale, à l'intérieur de laquelle elle vient faire saillie à la manière d'un ergot d'oiseau (latin : *calcar avis*).

Cependant, en 1892, D. J. Cunningham, après avoir examiné l'aspect profond de la fosse striée chez les Primates, proposait de distinguer à son niveau deux scissures, aisément repérables habituellement par suite de la forte angulation qu'elles font entre elles : les calcarines antérieure et postérieure ; G. Elliot-Smith en démontrait la nécessité quelques années plus tard (1903) en définissant chez

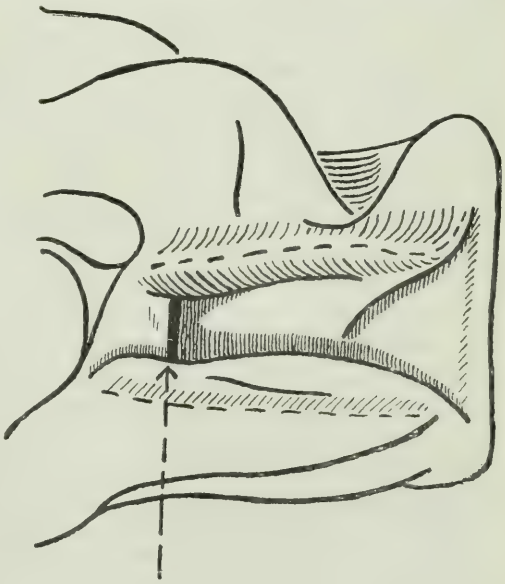


Fig. 43. — Fond de la fosse striée chez *Cercopithecus æthiops*, d'après G. Elliot Smith. La calcarine vraie, verticale, se voit dans le prolongement de la flèche.

(1) Ou plutôt fissure, selon la nomenclature anglaise.

le *Cercopithecus æthiops*, type moyen dans la série des Primates, ce qu'il nomme la calcarine vraie ou *præstriatus* (calcarine antérieure de Cunningham), qui coïncide exactement avec le bord antérieur de la strie de Gennari ; elle représente véritablement la calcarine, car c'est elle qui produit la saillie en ergot dans la cavité digitale.

Quant à la calcarine postérieure de D. J. Cunningham, elle devient dans la nomenclature de G. Elliot-Smith scissure rétro-calcarine, ou *sulcus intrastriatus mesialis areæ striatæ*, ou encore, plus simplement, *intrastriate sulcus* ; l'expression de scissure rétrocalcarine, qui est la plus usitée, sera utilisée ici.

Il convient de préciser tout de suite que Cunningham s'est mépris sur l'importance relative des deux scissures en prétendant que les Singes n'ont guère de calcarine postérieure ; depuis les recherches de G. Elliot-Smith, on s'accorde à penser l'inverse : la rétrocalcarine est, chez les Singes adultes, la seule visible en surface ; la calcarine proprement dite demeure alors profonde et d'ailleurs très courte, tandis qu'aux deux extrémités de l'échelle des Primates, chez les Lémuriens et chez l'Homme, elle devient longue et apparente.

Les Singes Platyrhiniens offrent à considérer des variantes assez diverses du complexe calcarin, accessibles lorsque l'on récline les deux lèvres de la fosse striée, et dont j'interpréterai les principaux types. Le stade le plus primitif est celui d'*Aotus* : aucune dénivellation n'annonce encore la constitution du *gyrus fornicatus* et ne permet donc de faire le départ entre les deux scissures ; en avant, le complexe est séparé de la *fissura hippocampi* par un gyrus assez large ; c'est là un état indifférencié, malgré l'existence d'un bref sillon postérieur qui pourrait être l'ébauche du rameau supérieur de difurcation de la future rétrocalcarine. Chez *Hapale jacchus* L., en dépit de la taille réduite du cerveau, et chez *Alouatta*, beaucoup plus volumineux, on perçoit dans la direction générale un début d'angulation, en même temps que se dessine une dépression verticale en arrière du *gyrus fornicatus*. Bien que la calcarine vraie demeure dans les deux cas distante de la *fissura hippocampi*, on remarquera qu'*Hapale jacchus* L. possède, toutes proportions gardées, une calcarine vraie plus courte et moins oblique en bas et en avant qu'*Alouatta*. Ces trois genres se situent par leur complexe calcarin parmi les Platyrhiniens les moins évolués, l'un à cause de sa faible taille, les deux autres en raison surtout du manque de différenciation de leur lobe occipital. Dans les genres placés au-dessus d'eux, la calcarine vraie et la rétrocalcarine apparaîtront nettes, pouvant affecter des allures différentes dans les deux grandes séries platyrhiniennes.

a. — Calcarine vraie.

a. Dans la première série, comprenant les cerveaux courts des genres *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus*, elle se présente comme un sillon vertical, atteignant son maximum d'extension chez *Cebus apella* L., en particulier

lorsque celui-ci est pourvu, à la face externe, d'un opercule occipital complet ; on se trouve alors, à peu de chose près, en présence de la même variété que celle décrite par G. Elliot-Smith chez *Cercopithecus æthiops*.

b. Dans la seconde série, réunissant les cerveaux allongés des genres *Saïmiri*, *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, elle est oblique en bas et en avant ; simple dépression chez *Saïmiri*, elle constitue un profond sillon dans les autres types, en même temps qu'elle tend graduellement vers l'horizontale, devenant de plus en plus courte à mesure qu'elle vient ainsi se confondre avec le bord inférieur de la fosse striée ; chez *Ateles ater* F. Cuv., on ne distingue plus qu'un petit éperon, indiquant encore la limite entre les deux scissures du complexe calcarin.

b. — *Rétrocalcarine*.

Élément essentiel du complexe calcarin des Singes, la rétrocalcarine présente, dans la première série platyrhinienne, au niveau de son tiers moyen, une forte dépression d'autant plus marquée qu'on s'adresse à des types plus évolués, et due à l'influence des plis de passage de Gratiolet, qui sera examinée plus loin ; dans la seconde série, au facteur précédent qui agit aussi sur la calcarine vraie (cf. ci-dessous, p. 99), il faut ajouter l'énorme développement du *cuneus*, qui repousse vers le bas l'ensemble de la rétrocalcarine.

Mais ces notions étant admises, il est bon, pour en éclairer le sens, de rappeler les phénomènes fondamentaux qui président au développement du lobe occipital. Dès que celui-ci acquiert un volume notable (Lémuriens), le ventricule latéral, vestige de la cavité télencéphalique primitive, pousse à son intérieur un prolongement en doigt de gant ou cavité digitale, auquel il a déjà été fait allusion. La cavité digitale occupant, dans tout l'ordre des Primates, l'axe du lobe occipital, subit, avec l'extension progressive de celui-ci en bas et en arrière, des changements importants dans son orientation. La fosse striée, qui se creuse précisément dans la zone aisément dépressible située en regard de la cavité digitale, et qui doit d'ailleurs sa persistance chez l'adulte à cette circonstance particulière, reproduira fidèlement les mêmes modifications ; c'est pourquoi, après avoir occupé chez les Lémuriens une situation fortement oblique en bas et en avant comme le lobe occipital, tout se passe par la suite comme si elle pivotait peu à peu autour du bord postérieur du *gyrus fornicatus* — qui s'individualise lui-même, se précise progressivement. La rotation se traduit par un abaissement de l'extrémité postérieure du complexe calcarin et un relèvement de son extrémité antérieure ; ce mouvement, déjà bien esquissé chez *Aotus* et *Alouatta*, s'accentue dans les genres *Hapale*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus* ; tandis que l'extrémité antérieure se redresse, le gyrus qui la sépare en avant de la *fissure hippocampi* se rétrécit de plus en plus, et il est facile de comprendre que la calcarine vraie se raccourcisse à mesure que ses rapports deviennent plus étroits avec cette fissure. Dans la série des cerveaux allon-

gés, *Saïmiri*, *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, on constate que le bord postérieur du *gyrus fornicatus* lui-même est intéressé par le mouvement de rotation et se trouve repoussé vers le bas ; c'est pourquoi on le voit peu à peu venir se confondre avec le bord inférieur du complexe, la calcarine vraie semblant s'allonger conjointement, impression qui est renforcée par le fait qu'elle devient de plus en plus superficielle.

2. — Évolution du complexe pariéto-occipital proprement dit.

Le complexe pariéto-occipital comprend essentiellement le système des plis de passage pariéto-occipitaux de Gratiolet ; il tient sous sa dépendance les éléments qui lui sont adjacents.

La description des plis de passage unissant le lobe occipital aux lobes pariétal et temporal par Gratiolet, tels qu'ils se présentent chez le « callitriche », est demeurée justement classique : «... Si nous écartons avec précaution les lèvres de la scissure perpendiculaire, écrit-il, nous voyons que la lèvre postérieure, formée par le bord antérieur du lobe occipital, est mince, tranchante et appliquée sur la lèvre antérieure comme un opercule. Cet opercule, *opercule du lobe postérieur*, cache au fond de la scissure un système de plis dont l'importance est telle qu'ils fournissent les caractéristiques les plus sûres à l'aide desquelles les cerveaux des différents Pithèques peuvent être distingués.

Je donne à ces plis le nom de plis de passage. Il y a deux plis de passage profonds et cachés sous l'opercule. Le supérieur passe du deuxième pli ascendant au sommet du lobe postérieur ; il forme, en dehors, un coude fort remarquable I.

« Le second pli de passage de la portion descendante du pli courbe au lobe postérieur II.

« Si maintenant nous rappelons les plis superficiels III et IV qui réunissent au pli temporal moyen les deux plis occipitaux inférieurs, nous pourrons admettre quatre plis de passage que nous désignerons par les noms de *premier*, *second*, *troisième et quatrième plis de passage*, en comptant de haut en bas. Dans le Callitriche, les deux plis supérieurs sont recouverts par l'opercule ; les deux inférieurs sont superficiels. »

On note immédiatement que, de ces quatre plis, seuls les premier et deuxième sont à proprement parler pariéto-occipitaux, les troisième et quatrième, situés au-dessous, unissant le lobe temporal au lobe occipital ; je ne m'occuperai pour l'instant que des premiers.

A la face interne de l'hémisphère, Gratiolet relève également la présence de deux plis pariéto-occipitaux, supérieur et inférieur, entre l'incisure pariéto-occipitale et le complexe calcarin. Somme toute, en adoptant sa nomenclature, on peut dire que les plis de passage pariéto-occipitaux sont un système de circonvolutions arquées, symétriquement placées par rapport à l'incisure pariéto-occipitale, sur laquelle ils sont centrés, et au nombre de deux sur chacune des faces externe et interne.

Cependant, à la fin du XIXe siècle et au début du XXe, quelques auteurs ont pensé que cette manière extrêmement claire de voir les choses ne rendait pas un compte suffisant de l'aspect réel. EBERSTALLER et ZUCKERKANDL, notamment, proposèrent de distinguer sous l'opercule deux nouveaux sillons : *sulcus occipitalis lateralis* (EBERSTALLER), dédoublant le second pli de passage externe, et *sulcus occipito-temporalis lateralis* (ZUCKERKANDL), le limitant à sa partie inférieure, ce qui amena ZUCKERKANDL à reconnaître trois plis de passage pariéto-occipitaux externes au lieu de deux. Par la suite, RETZIUS apporta de nouvelles subdivisions, signalant jusqu'à quatre plis chez les Singes Cynomorphes (Macaque) et cinq chez les Anthropoïdes (Chimpanzé). De telles retouches à la conception primitive, et je n'ai cité que les principales, ne semblent pas avoir été toujours très heureuses ; en supposant, ce qui est discutable, qu'elles constituent un progrès sur les idées de GRATIOLET, elles ont introduit plusieurs dénominations nouvelles, variant avec chaque auteur tout en demeurant voisines les unes des autres et apportant une certaine confusion là où tout apparaissait limpide dès la première lecture ; car, quel que soit le Singe envisagé, c'est toujours du même territoire qu'il s'agit, plus ou moins plissé suivant son degré de tassement à l'intérieur de la fente operculaire. Pour ce qui est des Platyrhiniens en tout cas, d'allure relativement simple, il me paraît préférable de reprendre la nomenclature de GRATIOLET.

a. — Plis de passage pariéto-occipitaux externes proprement dits.

Les trois phases suivantes, réunies par des formes intermédiaires rendant leur interprétation plus aisée, sont à distinguer dans leur évolution :

a. leur apparition ;
b. leur operculisation ;
c. leur émersion.

Chez les Catarhiniens adultes, la première n'existe pas, car on se trouve d'emblée en présence de types trop évolués ; les Singes cynomorphes illustrent la seconde ; quant à la troisième, elle est seulement amorcée chez les Anthropoïdes et ne sera complètement réalisée que chez l'Homme.

a. *Modes d'apparition :*

Pithecia monacha H. et *Saïmiri cassiquiarensis* H. sont, dans l'une et l'autre série cérébrale que j'ai distinguées, les premiers où se manifestent indiscutablement les plis de passage pariéto-occipitaux externes (Cf. fig. 44 et 8) ; malgré plusieurs caractères communs, notamment le fait — sans lequel ils ne répondraient pas à la définition de GRATIOLET — qu'ils se situent en regard de l'incisure pariéto-occipitale, l'apparition de ces plis ne se présente pas de la même façon dans les deux cas :

α. Le *Pithecia monacha* H. jeune n° 1932-378 montre deux plis pariéto-occipitaux externes (1 et 2) librement déployés dans le sens longitudinal, ce qui se traduit par l'absence complète de *sulcus lunatus* en arrière ; le

second *Pithecia monacha* H. jeune que j'ai pu étudier (n° 1931-742) reproduit un aspect similaire, de même que celui de FLOWER (1) ; ces deux plis sont soulignés l'un et l'autre par un sillon concave en haut ; le sillon supérieur n'est que l'extrémité postérieure de l'intrapariétal ; l'inférieur, innominé, affectera ultérieurement des rapports précis avec le *sulcus lunatus* et méritera le nom de *prælunatus*.

β. *Saïmiri cassiquiarensis* H. (n° 1932-311) ne possède en surface que le

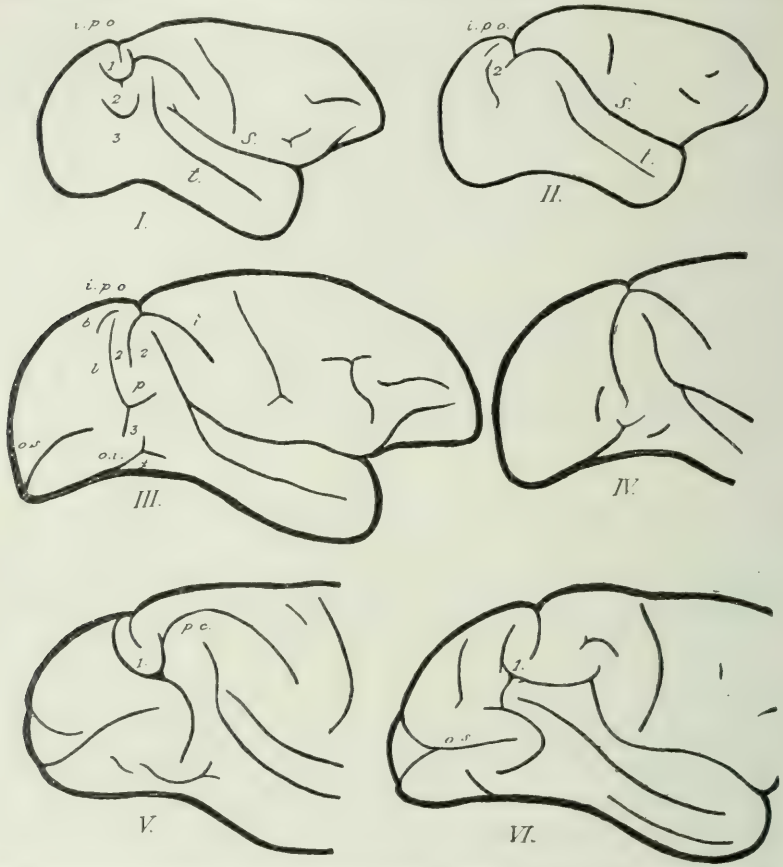


Fig. 44. — Face externe de l'hémisphère droit chez : I, *Pithecia monacha*, n° 1932-338 ; II, *Saïmiri cassiquiarensis*, n° 1932-311 ; III, *Cebus capucinus*, n° 1923-200 ; IV, *Cebus apella*, n° 1932-313 ; V, *Semnopithecus* ; VI, *Lagothrix lagotrica*, n° 1934-80 ; *b.*, sillon « B » de KUKENTHAL et ZICHEN ; *i.*, sillon intrapariétal ; *i. p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *l.*, *sulcus lunatus* ; *o. l.*, sillon occipital inférieur ; *o. s.*, sillon occipital supérieur ; *p.*, *prelunatus* ; *p. c.*, pli courbe ; *t.*, sillon parallèle ; 1, 2, 3, 4, plis de passage pariéto-occipitaux externes.

deuxième pli pariéto-occipital externe, reconnaissable à ses rapports avec l'extrémité du sillon intrapariétal sur laquelle il est centré ; il s'étend librement de haut en bas, d'où l'absence du sillon le limitant inférieurement ; par contre, un indiscutable *sulcus lunatus* se creuse en arrière de lui, sur-

(1) Ce dernier, je le rappelle, était également un individu jeune.

monté par un sillon « B » de Kükenthal et Ziehen. Il n'est possible d'apercevoir le premier pli qu'en écartant les lèvres de l'incisure pariéto-occipitale, au fond de laquelle il se trouve considérablement comprimé et réduit d'avant en arrière ; je l'ai observé dans la même situation chez *Saïmiri cassiquiarensis* H., nº 1932-296, et sur nos spécimens de *Saïmiri sciurea* L. où, par ailleurs, l'absence du second pli était de règle.

Ces deux modes d'apparition diffèrent donc en ce sens que, dans le premier cas, les plis de passage se développent librement dans le sens longitudinal, tandis que, dans le second, ils se trouvent réduits suivant cette direction. Il convient toutefois de remarquer que la disposition présentée par les deux exemplaires de *Pithecia monacha* H. de nos collections est très précoce et fugitive ; elle caractérise le jeune âge. Chez l'adulte, le *sulcus lunatus* est bien indiqué dans le genre *Pithecia*, et le premier pli de passage peut avoir disparu superficiellement comme chez *Saïmiri* ; les figures données par G. Elliot-Smith et par Kukenthal et Ziehen sont très instructives à ce sujet. Il ne s'agit pas, par conséquent de deux processus foncièrement distincts malgré les différences que j'ai signalées, et je dirai : l'apparition des plis de passage pariéto-occipitaux externes proprement dits chez les Singes Platyrhiniens se caractérise :

— par une tendance du premier gyrus à s'enfoncer dans la profondeur de l'incisure pariéto-occipitale, que le second gyrus soit généralement absent (genre *Saïmiri*) ou au contraire constant et bien développé (genre *Pithecia*) ;
— par une tendance à voir se former un *sulcus lunatus* en arrière du second gyrus quand celui-ci existe.

b. *Operculisation progressive :*

Peu à peu la lèvre postérieure du *sulcus lunatus* s'hypertrophie pour recouvrir à la manière d'un opercule les plis pariéto-occipitaux externes, notamment le second, puisque le premier a déjà disparu superficiellement et n'existe plus qu'à l'état rudimentaire ; le cerveau des Platyrhiniens permet de suivre de très près le phénomène.

L'operculisation est amorcée chez *Brachyurus rubicundus* Is. Geof., qui illustre sensiblement le même stade que *Pithecia monacha* H. adulte de G. Elliot-Smith et le *Pithecia albinasa* de Kükenthal et Ziehen ; la lèvre postérieure du *sulcus lunatus* se renfle en bourrelet sur toute sa hauteur, et l'on constate en la soulevant avec précaution qu'elle dissimule déjà une faible partie du second pli. Une véritable languette operculaire se développe dans le genre *Cebus* ; encore peu allongée dans les espèces *C. hypoleucus* H. et *C. capucinus* L., elle s'étend en s'amincissant chez *Cebus apella* L., et il arrive alors souvent qu'elle cache entièrement le second pli, constituant dans ce cas, selon l'expression même de Gratiolet, un opercule occipital « tranchant et complet » ; corrélativement, on observe dans cette dernière espèce la disparition fréquente du « sillon B » : compensant, au-dessus du *sulcus lunatus*, l'extension en arrière du second pli de passage

il n'a plus de raison d'être lorsque celui-ci devient profond. On remarquera, en outre, que le sillon limitant en bas le second pli se trouve engagé de plus en plus sous l'opercule à mesure que celui-ci s'accroît ; il conserve ainsi des rapports constants avec le *sulcus lunatus* devenu le fond de la fente operculaire, puisqu'il demeure au-devant de lui ; c'est pour ce motif que G. Elliot-Smith l'avait désigné sous le nom de *sulcus prælunatus*. Au terme de cette seconde phase, la fente operculaire rejoint superficiellement l'incisure pariéto-occipitale, dont il reste cependant toujours séparé dans la profondeur par le bras postérieur du second pli de passage.

Dans la série des Catarhiniens, une operculisation schématiquement identique s'observe chez les Cercopithécidés ; il convient néanmoins de noter qu'elle y est toujours complète ; d'autre part, le premier gyrus, parfois pratiquement absent (g. *Macaca*) comme dans le genre *Cebus* (1), peut être au contraire constamment figuré, se superposant alors au second (g. *Cercopithecus* par exemple).

On voit, en résumé, qu'au cours des deux premières étapes de leur développement les plis de passage pariéto-occipitaux externes de Gratiolet s'enfoncent progressivement :

— le premier entre les deux lèvres de l'incisure pariéto-occipitale où il s'atrophie à tel point que dans le genre *Cebus* il n'est plus guère reconnaissable ;
— puis le second sous l'opercule occipital, où il conserve un volume assez important, nous verrons plus loin pour quelles raisons.

c. *Émersion progressive :*

Les Platyrhiniens supérieurs : *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, font assister à un processus inverse du précédent : les plis de passage, se dégageant de l'opercule, viennent peu à peu s'étaler à la surface de l'hémisphère ; pour mieux faire saisir les particularités curieuses du mécanisme mis en jeu, il convient d'abord de rappeler brièvement comment cette émersion se produit chez les Catarhiniens les plus élevés.

On sait que le premier pli, ou *arcus parieto-occipitalis*, se montre seul en surface chez plusieurs types, notamment *Semnopithecus*, *Colobus*, *Hylobates*, le second pli, précédemment recouvert par l'opercule occipital, pouvant apparaître à son tour au bord antérieur de celui-ci, chez l'Orang-Outang et le Gorille par exemple ; c'est en arrière du sommet du pli courbe, caractère important à indiquer, qu'émerge l'*arcus parieto-occipitalis* ; il s'insinue alors à la manière d'un coin entre les deux lèvres de l'incisure pariéto-occipitale, qu'il repousse de part et d'autre de leur position antérieure, ainsi que les éléments adjacents, c'est-à-dire :

— le pli courbe, vers l'avant ;
— l'opercule occipital, vers l'arrière ;

(1) Cunningham (1892) l'a cependant observé à titre d'anomalie sur *Cebus albifrons*.

il maintient donc béante l'incisure pariéto-occipitale, condition particulièrement favorable à l'émersion du second pli de passage; celle-ci, disons-le sans y insister davantage, se réalisera complètement chez l'Homme.

Le procédé est assez différent chez les Singes du Nouveau Monde, expliquant l'aspect reconnu si particulier de leur région pariéto-occipitale ; les conclusions auxquelles je serai amené s'appuient sur l'étude de quarante-trois hémisphères de *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles* ; j'ai pu de la sorte établir pour chaque genre des moyennes peu discutables et légitimant, à mon avis, l'interprétation que j'en donne.

J'ai observé avant tout que le premier pli, fait capital, apparaît ici le plus souvent en arrière du sommet du pli courbe, le refoulant donc désormais en arrière; par suite, le deuxième gyrus, subissant la même poussée, se trouve de plus en plus profondément engagé sous l'opercule, ce qui est évidemment un sérieux obstacle à son émersion ; chez *Lagothrix* même, il arrive fréquemment qu'il n'émerge pas, car l'*arcus parieto-occipitalis* y est considérablement développé; chez les Atèles, il y parviendra constamment, l'*arcus parieto-occipitalis* étant ici sensiblement moins important ; mais il n'atteindra jamais, de toute façon, des dimensions comparables à celles du premier pli.

Quant au bord antérieur de l'opercule, il sera repoussé obliquement en bas et en arrière vers le pôle occipital ; déjà fortement marqué dans les genres *Lagothrix* et *Eriodes*, ce mouvement ne fera que s'accentuer encore chez *Ateles*, par suite de l'apparition en surface du second pli. L'opercule subira en somme une rotation qui pourra atteindre 90° ; il tendra alors à s'orienter suivant l'axe longitudinal de l'hémisphère, ou même se présentera comme un croissant tournant sa convexité vers le haut ; à vrai dire, ce ne sera même plus un opercule, puisqu'il ne recouvre plus les plis de passage ; ce n'est désormais qu'une écaille, limitée en haut et en avant par le fond de la fente operculaire redevenu superficiel, c'est-à-dire le *sulcus lunatus*; cette rotation de 90° s'effectue aisément sur les cerveaux très allongés des Platyrhiniens supérieurs. Il est assez curieux de remarquer que chez l'Homme, où l'émersion suivant le mode catarhinien est portée à son degré le plus poussé, on observe éventuellement la même rotation de l'opercule occipital et, en conséquence, une orientation identique du *sulcus lunatus* et des plis de passage ; ceci n'est possible sur le cerveau subsphérique de l'Homme qu'en raison de l'énorme extension, vers le bas, du lobe occipital. Van der Broek a ainsi pu parler de cerveaux humains « atéloïdes ». Il ne faut pas exagérer la portée de ce rapprochement, qui n'a que la valeur — et les défauts — d'un schéma ; comme je viens de le dire, la forme d'ensemble de l'hémisphère humain se trouve à l'opposé de ce qu'elle est chez les Atèles ; mais il est bon de faire valoir que, disposant dans les deux cas de la place nécessaire, obtenue par deux moyens différents, l'opercule effectue la même rotation. C'est là le seul point commun entre ces deux types de cerveaux.

***

Je conclurai que, chez les Singes de l'Ancien et du Nouveau Monde, se rencontrent deux modalités d'émersion aboutissant à des résultats différents ; l'apparition de l'*arcus parieto-occipitalis* survient toujours en premier lieu, permettant, ou empêchant, celle du second pli operculisé et régissant ainsi l'essentiel de la topographie pariéto-occipitale ; il a donc suffi qu'un déplacement assez minime vers l'avant ait fait franchir au premier pli de passage le sommet du pli courbe pour que la configuration de cette région pariéto-occipitale s'en soit trouvée profondément modifiée chez les Platyrhiniens. Sans en saisir les raisons pour l'instant, nous pouvons déjà prévoir que ce décalage s'est produit brusquement, puisque, spécial à la phase d'émersion, il fait complètement défaut dans toute la série des cerveaux allongés, jusqu'au genre *Lagothrix* exclusivement ; l'étude des plis de passage internes va nous permettre d'élucider le problème.

b. — Plis de passage pariéto-occipitaux internes proprement dits.

Symétriques des plis externes par rapport à l'incisure pariéto-occipitale, sur laquelle ils sont donc également centrés, ils présentent la particularité d'être plus précoces, puisque l'un et l'autre sont déjà définitivement constitués chez *Saïmiri sciureus* L. et *Pithecia monacha* H. jeune, alors qu'à la face externe, sur les mêmes exemplaires, le second pli n'est encore qu'à l'état d'ébauche ; ceci vient en confirmation des observations faites par R. Anthony sur les fœtus de Singes et qui l'avaient conduit à penser que, ontogéniquement, la fosse pariéto-occipitale interne se forme avant l'externe ; ainsi phylogénie et ontogénie concordent sur ce point. D'autre part, dès leur apparition, ces plis internes affectent une orientation fortement oblique en bas et en arrière, comme si, à ce niveau et à ce stade, l'extension du lobe pariétal vers l'arrière se produisait sans contrainte ; j'y vois pour ma part le résultat de la configuration tellement spéciale du lobe occipital à la face interne ; nous avons eu en effet l'occasion d'étudier plus haut la morphogenèse de la fosse striée, cavité d'abord béante chez l'embryon, et qui se referme ensuite progressivement par rapprochement des deux lèvres ; les plis de passage internes vont se former ainsi au-dessus d'une vaste région creuse, dont les lèvres ne constitueront pas un obstacle sérieux à leur expansion ; la preuve en est qu'elles se laissent facilement déprimer sous leur action, et n'importe quel cerveau appartenant au genre *Pithecia* ou *Saïmiri* le montre indiscutablement.

Il faut surtout retenir de ces premières données que les plis de passage pariéto-occipitaux internes proprement dits :

— sont symétriques des plis externes, ce qui nous permet de prévoir qu'ils présenteront avec eux une certaine solidarité d'évolution ;

— sont plus précoces que les plis externes et pourront donc influencer leur évolution.

Ceci étant, on constate — GRATIOLET l'avait déjà mis en évidence — que les plis internes évoluent de la superficie vers la profondeur, en disparaissant progressivement entre les lèvres de l'incisure pariéto-occipitale.

a. Dans un premier temps, qui correspond aux stades observés à la face

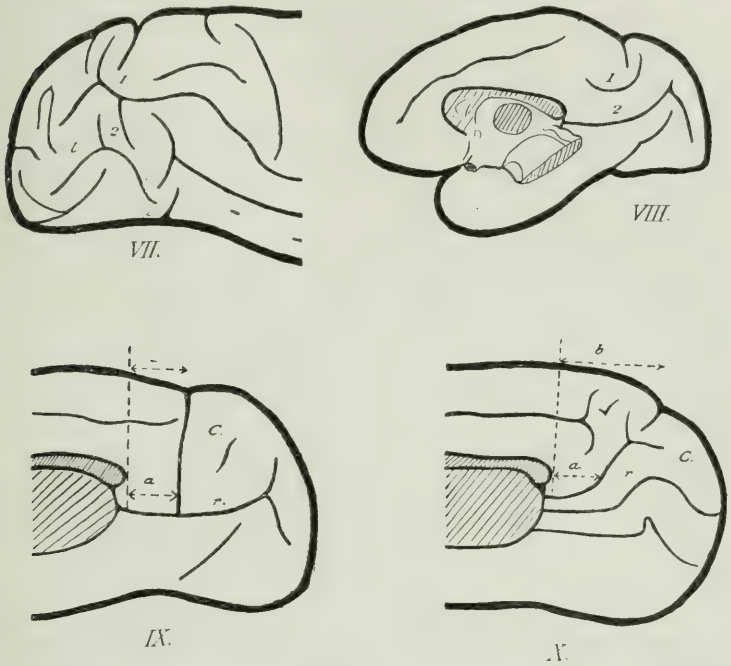


Fig. 45. — VII, face externe de l'hémisphère droit chez *Ateles ater*, n° 1933-338 ; VIII, face interne de l'hémisphère gauche chez *Pithecia monacha*, n° 1931-742 ; IX, le cunéus chez *Ateles* ; X, le cunéus chez *Gorilla gorilla* ; 1, 2, plis de passage pariéto-occipitaux ; C., cunéus ; *r.*, scissure rétrocalcarine ; *h.*, verticale tangente du splénium du corps calleux ; *a.*, distance du cunéus à la verticale *h*, à hauteur du splénium du corps calleux ; *b.*, distance du bord supérieur du cunéus à la verticale *h*.

externe jusqu'à l'operculisation complète réalisée chez *Cebus apella* L., se produit l'involution de l'*arcus intercuneatus* ; elle atteint essentiellement le bras postérieur de ce gyrus ; déjà bien avancé chez *Saïmiri*, le processus s'affirme dans les genres *Pithecia*, *Brachyurus* et *Cebus*. Dans ce déplacement, l'*arcus intercuneatus* repousse en dehors et en bas l'*arcus parieto-occipitalis* ; celui-ci, acculé à la base du second pli externe, s'y réduit à l'état de vestiges chez *Brachyurus* et *Cebus* ; parmi les Catarhiniens, le Macaque illustre le même procédé d'involution.

b. Au delà du stade *Cebus apella* L., nous avons assisté, sur la face externe, à une émersion des plis de passage, celle du premier pli s'effectuant le plus souvent en avant du pli courbe, à l'encontre de ce qui se passe chez les Catarhiniens. Immédiatement se présente à l'esprit l'idée de modifications

profondes intervenues à la face interne et ayant retenti sur la configuration externe. L'observation des faits confirme cette hypothèse en montrant que déjà, chez *Lagothrix*, il ne persiste plus, en surface, des plis internes, qu'un pont très étroit représentant le *gyrus cunei* ; il arrive fréquemment qu'il disparaisse même complètement dans le genre *Ateles* ; par voie de conséquence, l'incisure pariéto-occipitale est devenue extrêmement longue et profonde, pouvant rejoindre la scissure rétro-calcarine ; d'autre part, d'oblique qu'elle était en bas et en arrière, elle est devenue perpendiculaire à la rétrocalcarine, ou même convexe vers l'avant ; enfin, si l'on veut préciser ses rapports antérieurs et postérieurs, on constate qu'elle s'est fortement déplacée vers l'avant, rejoignant presque, dans certains cas, le sillon calloso-marginal ; ceci est d'une importance capitale, car les plis de passage internes, inclus désormais dans l'incisure pariéto-occipitale, vont subir nécessairement le même déplacement qu'elle ; *et comme l'* « *arcus intercuneatus* » *est directement symétrique de l'* « *arcus parieto-occipitalis* », *ce dernier sera lui-même déporté vers l'avant et franchira le cap que constitue pour lui le sommet du pli courbe.* Et, si l'on veut rechercher, en dernier ressort, la cause de ce déplacement, il est aisé de montrer que c'est le développement du *cuneus* (1) qui s'en trouve responsable ; des mensurations très simples le mettent en évidence : chez les Singes de l'Ancien Monde, pris au stade d'émersion des plis de passage externes, le *cuneus* offre l'aspect triangulaire auquel il doit son nom ; chez *Lagothrix*, *Eriodes* et *Ateles*, au contraire, il est quadrangulaire ; ceci peut se traduire par des chiffres qui feront ressortir une fois de plus l'écart existant dans la topographie pariéto-occipitale entre Catarhiniens et Platyrhiniens (2). Menons une verticale *h* tangentiellement au splénium du corps calleux (fig. 45), et appelons *a* et *b* les distances séparant de *h* les bords respectivement inférieur et supérieur du *cuneus* ; chez les Platyrhiniens, nous obtiendrons pour *b* une valeur à peu près égale à *a* et, chez les Catarhiniens, une valeur approchant du double de *a*.

PLATYRHINIENS.

	a.	*b.*
Lagothrix lagotrica H., n° 1931-623.		
Hémisphère droit	0,8	1,2
— gauche	0,8	1
Ateles paniscus L., n° 1929-38.		
Hémisphère droit	0,9	0,8
— gauche	1	0,8

(1) Ce développement se fait aux dépens du *precuneus*, qui s'amoindrit considérablement ; c'est ce que traduisent les rapports désormais intimes de l'incisure pariéto-occipitale et du sillon calloso-marginal.

(2) On notera en outre que ce développement du *cuneus* chez les Platyrhiniens apparaît brusquement, puisqu'il est absent dans toute la série des cerveaux courts ainsi que dans les types inférieurs de celle des cerveaux allongés comme *Saïmiri*.

	a.	b.
Ateles ater F. Cuv., n° 1933-338.		
Hémisphère droit	0,8	1
— gauche	0,9	0,8
CATARHINIENS.		
Semnopithecus nemœus L., n° 1924-265.		
Hémisphère droit	0,8	1,4
— gauche	0,8	1,7
Simia satyrus L., n° 1937-344.		
Hémisphère droit	1,5	2,6
— gauche	1,4	2,9
Gorilla gorilla W., n° 1931-601.		
Hémisphère droit	1,3	2,4
— gauche	1,5	2,8

***

Tels sont donc les premiers résultats de l'antagonisme pariéto-occipital : la production de l'incisure pariéto-occipitale et, par voie de conséquence, celle des plis de passage dont nous connaissons maintenant les caractères et l'évolution. En réalité, l'importance de ces plis n'apparaît encore que très imparfaitement, car ce qui fait leur intérêt, ce n'est pas tant qu'ils se présentent de telle ou telle manière aux différents stades de leur développement et exercent une influence indéniable les uns sur les autres, que leurs rapports, essentiellement variables, avec les éléments voisins ; comme je l'ai fait entrevoir ci-dessus, ces rapports sont à la base des changements profonds que subit la configuration d'ensemble de la région pariéto-occipitale ; ce sont eux précisément que nous allons maintenant étudier en détail ; peu à peu nous progressons de la sorte dans la connaissance de l'antagonisme pariéto-occipital, dont nous espérons saisir, en fin de compte, le mécanisme intime.

J'aborderai pour commencer les modifications superficielles, à la face externe puis à la face interne ; ensuite les modifications profondes, c'est-à-dire les rapports profonds des plis de passage avec le complexe calcarin, ce qui constituera le troisième et dernier paragraphe de ce chapitre relatif à l'interprétation de la région pariéto-occipitale proprement dite.

Aussitôt formés, les plis de passage pariéto-occipitaux externes, refoulés vers l'arrière par l'extension du lobe pariétal, provoquent la formation de deux sillons transversaux, compensateurs de ce mouvement et que j'ai signalés dans les genres *Saïmiri* et *Pithecia* (adultes) : le « sillon B » de KUKENTHAL et ZIEHEN, et le *sulcus lunatus* ; puis la lèvre postérieure de ce dernier s'étendant vers l'avant constitue l'opercule occipital ; le « sillon B »

disparaît alors d'une manière très fréquente quand il se forme un opercule complet, sa présence, comme je l'ai dit, ne se justifiant plus. Il est très curieux de remarquer l'aspect lisse du lobe occipital à la face externe, dans le cas d'opercule complet, et de le comparer aux méandres que présente la même région du cerveau dans les Platyrhiniens les plus élevés. D'un type à l'autre, nous le savons, il s'est produit un phénomène primordial : les plis de passage, se dégageant de l'opercule, sont devenus superficiels, écartant, pour se frayer passage, les éléments qui leur sont adjacents. Le premier pli, toujours le plus volumineux à ce stade et souvent même le seul présent (*Lagothrix*) joue à ce point de vue un rôle essentiel : c'est lui qui refoule le pli courbe, soit en bas (rare), soit en bas et en arrière ; il repousse d'autre part suivant la même direction l'opercule occipital, directement (partie supérieure) ou par l'intermédiaire du pli courbe ; enfin c'est sa présence qui détermine l'apparition en arrière de lui d'un sillon compensateur dans lequel on reconnaît le « sillon B » et qui devient alors toujours important.

Ces considérations conduisent à une révision de la classification des opercules occipitaux. On sait que Gratiolet a décrit chez *Cebus apella* L. l'opercule « tranchant et complet » qui se rencontre en effet fréquemment dans ce genre et sur les caractères duquel tous les auteurs sont en parfait accord. Les auteurs allemands, d'une manière générale, pensent toutefois que la fente operculaire, qui représente dans le cas de *Cebus apella* L. la forme typique de leur *Affenspalte*, mérite, dans tous les autres cas où l'opercule ne recouvre qu'en partie les plis de passage, le nom d'*Affenspaltenrest*, c'est-à-dire « ce qui subsiste de l'*Affenspalte* » ; on voit immédiatement que ce terme, applicable aux genres *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, ne convient nullement pour les types comme *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus hypoleucus* H. et *capucinus* L., où l'opercule et, par conséquent, la fente operculaire n'ont pas encore atteint leur plus grand développement ; le terme d'*Affenspaltenrest* est donc impropre, car un élément en pleine évolution vers un état d'extension maxima ne saurait être assimilé à un vestige. D'autre part, Landau, qui a si minutieusement étudié la région pariéto-occipitale chez les Singes et chez l'Homme, parle d'opercule complet (*operculum occipitale completum*) dans les mêmes conditions que Gratiolet et d'opercule incomplet (*operculum occipitale incompletum*) dans tous les autres cas ; sa classification est également défectueuse, puisque, quand les plis de passage ont émergé ou sont en train de le faire, une circonstance particulière, absente jusqu'alors, modifie profondément la morphologie de l'opercule : ce dernier se trouve considérablement *réduit* sous l'effet de la poussée des plis de Gratiolet.

Pour ma part, je crois assez naturel de distinguer trois sortes d'opercules :

— l'*opercule incomplet*, qui ne peut se définir que d'une manière : un opercule encore incomplètement formé, c'est-à-dire recouvrant encore incomplètement les plis de passage pariéto-occipitaux externes de Gratiolet [g. *Pithecia* (adultes), *Brachyurus*, *Cebus hypoleucus* H., *C. capucinus* L., parfois *C. apella* L.] ;

— l'*opercule complet*, ou opercule complètement formé, recouvrant donc complètement les plis de passage pariéto-occipitaux externes de GRATIOLET (souvent *Cebus apella* L.);

— l'*opercule réduit*, ou opercule ayant subi la poussée réductrice des plis de passage émergés ou en voie d'émersion (g. *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*).

Je me permets de souhaiter que cette distinction soit adoptée par les

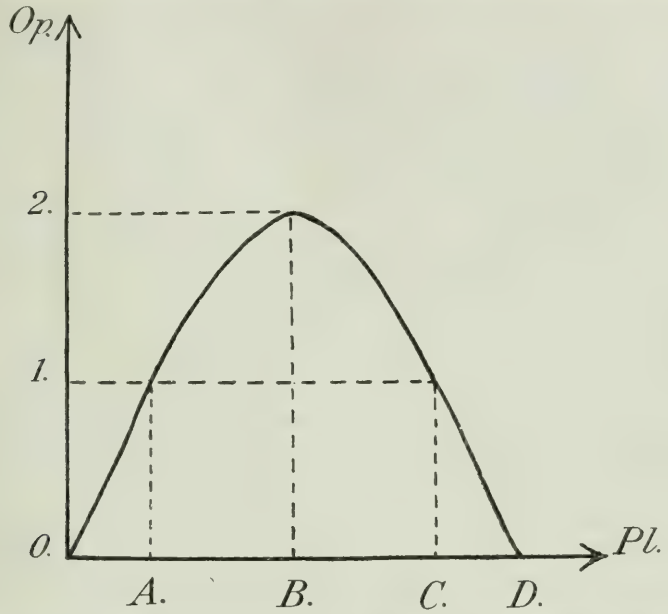


Fig. 46. — Évolution de l'opercule occipital. En abscisses, la série des Platyrhiniens. En ordonnées la grandeur de l'opercule. La moitié ascendante de la courbe groupe les opercules nuls (0) : *Hapalidæ*, *Aotus*, *Callithrix*, *Saïmiri*, *Pithecia* jeune ; les opercules incomplets (1) : *Pithecia* adulte, *Brachyurus*, certains *Cebus capucinus*, *Hypoleucus fatuellus* ; les opercules complets (2) : certains *Cebus apella*. La moitié descendante traduit les opercules partiellement (1) : *Lagothrix* ou totalement réduits (0) : certains *Ateles*.

auteurs, de façon à mettre un point final à une discussion dont on pourra estimer maintenant le manque d'intérêt : on s'est beaucoup demandé autrefois, comme le rappelle LANDAU, si un grand opercule occipital représentait un aspect plus primitif qu'un opercule de dimension restreinte. KOHLBRUGE le pensait ; dans un travail tout récent, C. J. CONNOLLY (1936) se pose la même question, et, commettant la même confusion entre les opercules *incomplets* et *réduits*, il n'hésite pas à dire que la région pariéto-occipitale externe du cerveau des *Ateles* réalise un aspect plus primitif que l'opercule complet du Macaque (ou, ce qui revient au même, l'opercule éventuellement complet de *Cebus apella* L.) (1) ; il faut avouer que,

(1) C.-J. CONNOLLY, Fissural pattern of Primate brain (*American Journal of Physical Anthropology*, vol. XXI, n° 3, juil.-sept. 1936, p. 338). L'auteur, du reste, n'a vu que d'une façon très superficielle la région pariéto-occipitale des Singes ; en ce qui concerne particulièrement les plis de passage pariéto-occipitaux externes de GRATIOLET, il lui arrive de confondre le premier avec le second, ce qui l'amène à soutenir que, chez le *Cebus*, ce premier pli est généralement superficiel.

jusqu'à présent, les formes américaines étaient assez peu connues et que ce sont elles, beaucoup plus aisément que celles de l'Ancien Monde, qui permettent d'éclaircir cette question.

Le point de départ de cette discussion est peut-être une interprétation trop littérale du texte de Gratiolet ; celui-ci pensait en effet qu'entre le *Cebus capucinus* L. à opercule incomplet et le *Cebus apella* L. à opercule complet, types dont il n'avait pu examiner que quelques spécimens, existait une différence énorme. En réalité, l'étude de séries plus vastes que celles dont il disposait a montré et montre, dans le cas présent, qu'on peut retrouver normalement les deux formes dans la même espèce et qu'on passe insensiblement de l'une à l'autre ; dans le genre *Cebus*, les aspects que j'ai relevés se résument ainsi dans le tableau suivant :

	Nombre d'hémisphères.	Opercules complets.	Opercules incomplets.
Cebus capucinus L.	14	3	11
Cebus fatuellus L.	8	5	3
Cebus apella L.	16	10	6

En définitive, étant donnée cette classification, l'évolution de l'opercule peut se résumer dans un graphique très simple (Cf. fig. 46), où l'importance de l'opercule sera indiquée en ordonnées, tandis que la ligne des abscisses représentera la série des Singes Platyrhiniens ; on obtient une courbe en forme de cloche, dont l'origine correspond à la forme primitive de *Pithecia monacha* H. jeune, le sommet à l'opercule complet de *Cebus apella* L. et la terminaison à l'opercule de l'Atèle, réduit à l'extrême par l'émersion totale de deux plis de passage pariéto-occipitaux externes.

Une fois classés les opercules, restent à envisager les sillons qui leur sont annexés ; ce que j'ai dit du « sillon B » suffit à faire ressortir sa signification ; les données qu'il apporte à la compréhension du lobe occipital aident à interpréter les divers aspects d'un sillon beaucoup plus important que lui : l'occipital supérieur. Dans la première partie, purement descriptive, de cette étude, le sillon occipital supérieur est signalé sous sa forme typique chez *Lagothrix*, *Eriodes* et *Ateles*, c'est-à-dire les Platyrhiniens supérieurs ; il présente le plus souvent un aspect triradié et, généralement sagittal, il s'oriente à la face externe de l'hémisphère à peu près comme la scissure calcarine à la face interne, justifiant ainsi les deux autres appellations de *sulcus triradiatus* (Eberstaller) et le *sulcus calcarinus externus* (G. Elliot-Smith) sous lesquelles ont le désigne souvent. J'ai noté, par contre, son absence quasi constante chez *Cebus apella* L., en cas d'opercule complet, et les ébauches que j'ai relevées sur les opercules incomplets étaient presque aussi rares. Voilà donc un fait du plus grand intérêt et contrôlable aussi bien dans la série des Catarhiniens et l'Homme : le sillon occipital supérieur n'acquiert son complet développement que chez les types à opercule réduit ; il manque chez tous les autres ou n'y est représenté qu'à titre d'anomalie et à l'état de rudiments. Cette concordance, dont la régularité est frap-

pante, s'explique assez bien lorsque l'on conserve présente à l'esprit l'évolution des plis de passage pariéto-occipitaux externes : au moment où ils émergent, ils refoulent, nous l'avons vu, le *sulcus lunatus* en arrière et en bas ; or un obstacle vient très vite limiter ce mouvement : la présence du cervelet ; au niveau de l'opercule et de ses sillons, deux forces s'affrontent alors en surface :

— l'action répulsive des plis de passage;

— la résistance du cervelet ;

C'est l'antagonisme de ces deux forces qui détermine la formation et l'orientation des deux branches du sillon occipital supérieur : la supérieure concave en haut, l'inférieure concave en bas ; primitivement séparés, ces deux rameaux se rapprochent l'un de l'autre à mesure que s'achève l'émersion des plis de passage ; ils se raccordent finalement et ne forment plus désormais qu'un seul sillon bifurqué vers l'arrière et s'engagent, en avant, dans la concavité du *sulcus lunatus*. Si du reste l'on examine attentivement chaque rameau, on s'aperçoit qu'il est operculisant par sa lèvre superficielle, et le sens de cette operculisation, de haut en bas pour le rameau supérieur et de bas en haut pour l'inférieur (Cf. fig. 18), ne laisse subsister aucun doute sur leur morphogenèse.

A la face interne du lobe occipital, l'action répulsive des plis de passage pariéto-occipitaux se manifeste d'une manière beaucoup plus simple. Nous avons vu que l'*arcus intercuneatus* et le *gyrus cunei* s'orientaient d'emblée obliquement en bas et en arrière ; suivant cette direction, ils dépriment progressivement la scissure rétrocalcarine jusqu'à un maximum atteint dans le genre *Cebus*, qui, il ne faut pas l'oublier, est le dernier terme de la série des cerveaux courts ; chez les Catarhiniens, un résultat identique est obtenu dans les genres *Macaca* et *Cercopithecus* ; après quoi le grand développement du *cuneus* chez les Platyrhiniens supérieurs — ou du *præcuneus* chez les Catarhiniens — annule peu à peu la concavité ainsi formée, puisque dès lors c'est sur toute sa longueur que la scissure rétro-calcarine se trouve repoussée vers le bas ; chez les Atèles, par conséquent, il sera tout naturel de voir cette scissure affecter une direction à peu près longitudinale.

***

En résumé, les plis de passage pariéto-occipitaux externes proprement dits doivent être tenus pour responsables :

— de la constitution du *sulcus lunatus*, puisque celui-ci apparaît dans sa forme la plus primitive (*Saïmiri*) comme un sillon compensateur du second pli de passage ;

— de la constitution du sillon « B », puisque celui-ci est toujours compensateur du second pli (*Saïmiri*, *Cebus capucinus* L.) ou du premier (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) ;

— en partie, de la constitution du sillon occipital supérieur, puisque celui-ci résulte de l'opposition de deux processus, l'émersion des plis de passage et la résistance qu'oppose à ce mouvement le cervelet.

Quant aux plis de passage internes, ils dépriment la scissure rétrocalcarine, tout d'abord dans sa partie moyenne seulement (jusqu'au stade *Cebus*) puis, l'extension du *cuneus* venant renforcer leur action, sur toute sa longueur (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*).

Telles sont les répercussions superficielles de l'évolution des plis de passage pariéto-occipitaux ; les répercussions profondes ne sont pas moindres et m'amènent à considérer maintenant les rapports profonds des deux systèmes fondamentaux entre lesquels j'avais, au début de ce chapitre, réparti les anfractuosités de la région pariéto-occipitale proprement dite et qui avaient été jusqu'à présent envisagés isolément : le complexe calcarin et le complexe pariéto-occipital proprement dit.

3. — Rapports profonds du complexe calcarin et du complexe pariéto-occipital proprement dit.

Ces rapports doivent fournir *a priori* des données extrêmement précieuses pour la compréhension de l'antagonisme pariéto-occipital. Examinons les caractères des deux systèmes en présence : le premier, le complexe calcarin, essentiellement formé de la scissure rétrocalcarine (1), est probablement l'anfractuosité néopalléale la plus profonde et la plus précoce ; elle occupe, en outre, toute la longueur du lobe occipital à la face interne, puisqu'en avant elle vient rejoindre la *fissura hippocampi* et qu'en arrière ses deux rameaux de bifurcation longent le bord postérieur de l'hémisphère ; les deux versants de ce complexe sont donc très larges et d'orientation générale longitudinale ; le second, le complexe pariéto-occipital proprement dit, affecte au contraire une direction sensiblement perpendiculaire au précédent, puisque les éléments qui le composent, ou plis de passage pariéto-occipitaux, sont axés sur l'incisure pariéto-occipitale ; de plus, il constitue le résultat principal de l'antagonisme pariéto-occipital ; enfin, il ressort de l'orientation d'ensemble des plis de passage, oblique en bas et en arrière, qu'il traduit spécialement la poussée pariétale.

Pour ces raisons, les deux systèmes affrontés se trouvent l'un par rapport à l'autre dans des conditions excellentes pour mettre en relief le mécanisme à élucider ; en effet, l'antagonisme pariéto-occipital, schématisé, revient à la mise en œuvre de deux forces contraires, l'expansion pariétale et la résistance occipitale, dont il s'agit de préciser les trois éléments : leur point d'application, leur direction, leur intensité réciproque. En mécanique, il existe un moyen très simple de résoudre un tel problème : c'est d'intercaler, transversalement aux deux forces en présence, un système déformable ; si l'on applique alors les deux forces, on obtiendra, à la surface du système, des modifications qui seront l'inscription exacte du phénomène et qui, par conséquent, fourniront les renseignements désirés avec une exactitude rigoureuse. Or le complexe calcarin, antérieur, phylogéniquement et ontogéni-

(1) Cf. plus haut, p. 96.

quement, à tout antagonisme et disposé transversalement par rapport aux plis de passage, en regard desquels il offre une large surface, se trouve en

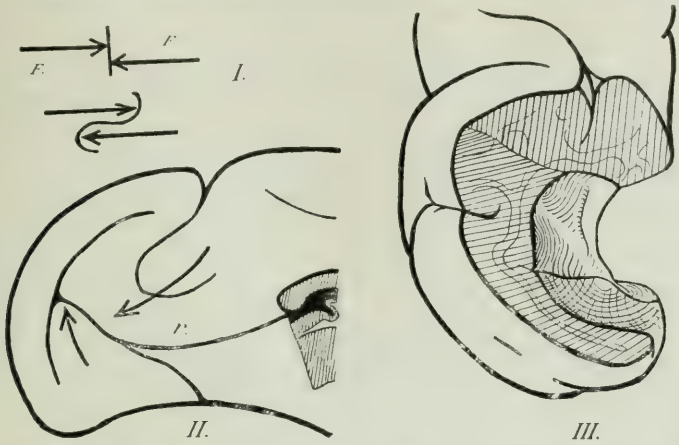


Fig. 47. — I, schéma montrant, dans un cas très simple, l'effet de deux forces antagonistes sur un système déformable. — II, partie postérieure de l'hémisphère gauche chez un *Cebus capucinus* (Coll. Anat. Comp., n° 1933-200), donnant une idée des forces en présence sur cette face ; *r.*, rétrocalcarine. — III, dissection du lobe occipital chez un *Cebus capucinus*, n° 1933-200, mettant à jour le versant inférieur de la scissure rétrocalcarine. — G. N. × 1,5.

principe placé dans les circonstances requises pour enregistrer le détail de

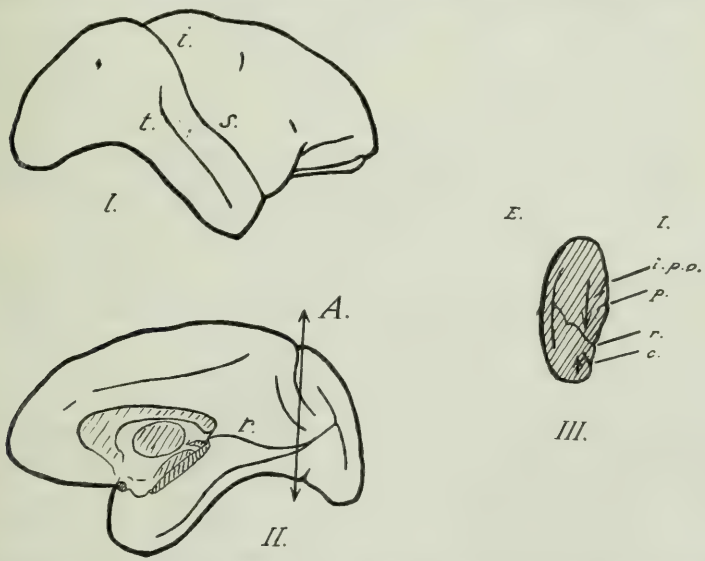


Fig. 48. — Cerveau de *Saïmiri sciureus*, n° 1914-344 : I, face externe de l'hémisphère droit. — II, face interne de l'hémisphère droit. — III, coupe vertico-transversale de l'hémisphère pratiquée au niveau A.

leur action. Voyons donc si l'interprétation des faits confirme cette hypothèse.

On considère généralement que l'antagonisme pariéto-occipital, faible chez les Lémuriens, se manifeste chez les Singes suivant à peu près la même intensité sur les deux faces externe et interne de l'hémisphère ; c'est là en effet le cas habituel, notamment en ce qui concerne les Catarhiniens. Chez les Platyrhiniens les plus inférieurs toutefois, qui représentent des stades très primitifs et où l'on peut saisir les premières manifestations du phénomène, il en va tout autrement. A cet égard, le cerveau de *Saïmiri sciureus* L. est très instructif ; sa région pariéto-occipitale externe, comme je l'ai déjà signalé, est presque entièrement lisse, les plis de passage pariéto-

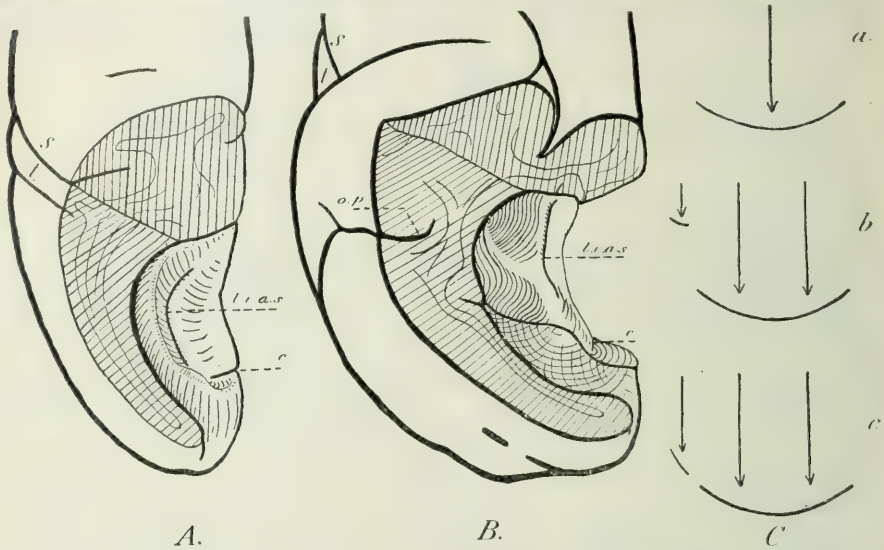


Fig. 49. — A, dissection du complexe calcarin gauche chez *Saïmiri sciureus* L., n° 1914-344 ; B, même dissection chez *Cebus capucinus* L., n° 1933-200 ; C, schéma résumant l'action des plis de passage pariéto-occipitaux sur le complexe calcarin et la fente operculaire chez *Saïmiri sciureus* L. (*a*), *Cebus capucinus* L. (*b*) et *Cebus apella* L. (*c*).

occipitaux externes proprement dits étant encore à l'état rudimentaire ; il n'y a donc à ce niveau qu'une poussée pariétale très faible ; sur la face interne, au contraire, les plis de passage sont déjà bien développés, déprimant la scissure rétro-calcarine; en d'autres termes, nous avons là un cas d'antagonisme interne pratiquement *isolé*. Il est relativement facile de connaître les répercussions de ce processus sur la morphologie du complexe calcarin, en pratiquant dans le lobe occipital deux incisions à peu près perpendiculaires l'une à l'autre :

— la première, vertico-transversale, est menée du bord supérieur de l'hémisphère à la lèvre inférieure de la scissure rétro-calcarine, immédiatement en arrière du splénium du corps calleux ;

— la seconde, longitudinale, suit extérieurement le bord inférieur de la fosse striée (1) d'arrière en avant jusqu'à son point de rencontre avec la première.

(1) Ce bord est indiqué en arrière par l'extrémité de la branche inférieure de bifurcation de la scissure rétro-calcarine.

En enlevant le fragment d'hémisphère ainsi délimité, on met à jour le versant inférieur de la scissure rétrocalcarine, où se distinguent longitudinalement deux parties de forme et de signification différentes :

— un champ interne, concave dans tous les sens ;

— un champ externe, convexe transversalement et circonscrivant le précédent, autour duquel il se soulève en un bourrelet très saillant ; je divise ce bourrelet en deux portions, en continuité l'une avec l'autre, auxquelles je ferai plusieurs fois allusion ci-dessous ; une portion antérieure longitudinale, ou bourrelet longitudinal du versant inférieur de la rétro-calcarine ; une portion postérieure transversale, ou bourrelet transversal du versant inférieur de la rétrocalcarine.

Ces deux champs sont séparés l'un de l'autre : en avant et dans leur partie moyenne, par une importante anfractuosité longitudinale, qui correspond au *sulcus limitans inferior areæ striatæ* décrit par G. Elliot-Smith sur des Singes plus évolués ; en arrière, par une brève anfractuosité transversale qui n'est autre que l'extrémité postérieure, devenue profonde, du sillon collatéral.

L'interprétation de cet aspect simple est aisée : les plis de passage internes, dans leur extension en bas et en arrière, dépriment la partie de la rétrocalcarine qui se trouve en contact avec eux, c'est-à-dire son champ interne ; mais, étant donnée la résistance opposée à ce mouvement par la voûte crânienne, le reste du versant inférieur de la rétrocalcarine, c'est-à-dire son champ externe, vient s'appliquer étroitement contre eux en se rebroussant.

L'isolement de cette action des plis internes chez *Saïmiri sciureus* L. permet donc d'en saisir les caractères avec facilité, et, par suite, de la reconnaître chez les Singes plus évolués ; du même coup, on pourra préciser l'action des plis externes et discerner dans chaque cas les effets d'un antagonisme interne et d'un antagonisme externe.

Un premier exemple est fourni par *Cebus capucinus* L., où l'aspect du versant inférieur de la scissure rétrocalcarine semble tout d'abord assez différent : la situation du *limitans inferior areæ striatæ* montre que le champ externe s'est notablement élargi aux dépens de l'interne ; le bourrelet transversal qu'il formait précédemment est demeuré très net, prenant même l'aspect d'une véritable crête ; le bourrelet longitudinal, par contre, a presque totalement disparu. Ces modifications sont la conséquence d'un antagonisme externe marqué ; les plis de passage externe de Gratiolet ont commencé à s'engager sous l'opercule occipital ; leur influence sur la rétrocalcarine se fait désormais sentir, se traduisant par un nivellement du champ externe, principalement dans sa partie postérieure ; c'est seulement le second pli de passage externe, du reste, qui doit être tenu pour responsable de ce résultat, car le premier, déjà disparu dans le fond de l'incisure pariéto-occipitale où il n'existe plus qu'à l'état de rudiment, ne saurait intervenir efficacement dans ce processus. Chez un *Cebus apella* L. présentant un opercule complet, on note, aux variations individuelles près, le

même aplanissement du bourrelet longitudinal (1) ; sur l'exemplaire figuré ci-contre, le *sulcus limitans inferior areæ striatæ* était absent.

En ce qui concerne les Platyrhiniens supérieurs, qui réunissent les types à opercule réduit, je ferai d'abord remarquer que l'instabilité de leur région pariéto-occipitale est aussi grande en profondeur qu'en surface ; je n'examinerai pas tous les cas auxquels donne lieu cette diversité, mais, pour le genre *Lagothrix*, j'en distinguerai cependant deux qui correspondent à une émersion partielle ou totale des plis de passage :

a. Type de *Lagothrix* à émersion partielle (n° 1931-623). Le champ externe, toujours large, regarde très obliquement en dehors et en bas dans son ensemble ; il est encore notablement déprimé en arrière, tandis que, dans sa région antéro-interne, un soulèvement important du néopallium le long du *sulcus limitans inferior areæ striatæ* reconstitue déjà en partie le bourrelet longitudinal (2).

b. Type de *Lagothrix* à émersion totale (n° 1929-177). Le bourrelet longitudinal réapparaît sur toute sa longueur, l'influence du second pli externe, déployé superficiellement, ne se faisant plus sentir; quant au champ interne, il est fortement refoulé en bas par les plis de passage internes, l'action de ces derniers s'étendant parfois à une partie du champ externe. On retrouve en somme dans ses grandes lignes la topographie relevée chez *Saïmiri*.

Le genre *Ateles* représente le dernier terme de cette évolution ; l'émersion totale des plis externes devient la règle, d'où la présence constante d'un bourrelet longitudinal ; celui-ci n'étant plus nivelé comme dans le genre *Cebus*, le champ interne tend à reprendre sa largeur primitive ; l'action des plis internes, souvent totalement disparus dans la profondeur de l'incisure pariéto-occipitale, continue du reste à s'exercer à son niveau ; celle du *cuneus* venant s'y surajouter, l'ensemble du champ interne est refoulé vers le bas, ce qui donne superficiellement à la scissure rétro-calcarine l'allure presque rectiligne dont il a été question par ailleurs et qui se rencontre également dans le genre *Lagothrix*, quoique avec moins de netteté.

En reprenant maintenant les caractères du bourrelet transversal du versant inférieur de la rétrocalcarine, nous voyons que, dans les formes *Cebus capucinus* L., *Cebus apella* L. et *Lagothrix*, c'est-à-dire toutes les fois où le second pli de passage externe intervient pour modifier la topographie profonde du complexe calcarin, ce bourrelet dessine une saillie plus ou moins prononcée oblique en bas et en dehors, et sur laquelle le second pli vient se buter à bout de course. Quand l'opercule occipital est complet comme cela est fréquent chez *Cebus apella* L. et, dans la série des Catarhiniens, chez le Cercopithèque par exemple, le bourrelet transversal se continue en dehors par une encoche ou une véritable incisure pouvant occasionner une déviation notable dans le trajet des radiations optiques de Gra-

(1) Le genre *Cercopithecus*, parmi les Catarhiniens, offre un aspect très voisin, et l'on doit attribuer à l'aplanissement du bourrelet longitudinal la même cause que chez les Platyrhiniens, n'accordant ainsi au premier pli externe, bien développé chez les Cercopithèques, qu'une participation tout à fait accessoire à ce processus.

(2) Dans certains cas même, j'ai trouvé ce bourrelet déjà complètement reconstitué.

TIOLET, visibles en coupe sur les dissections que j'ai pratiquées ; et, encore plus en dehors, au delà des radiations optiques, la direction prolongée du

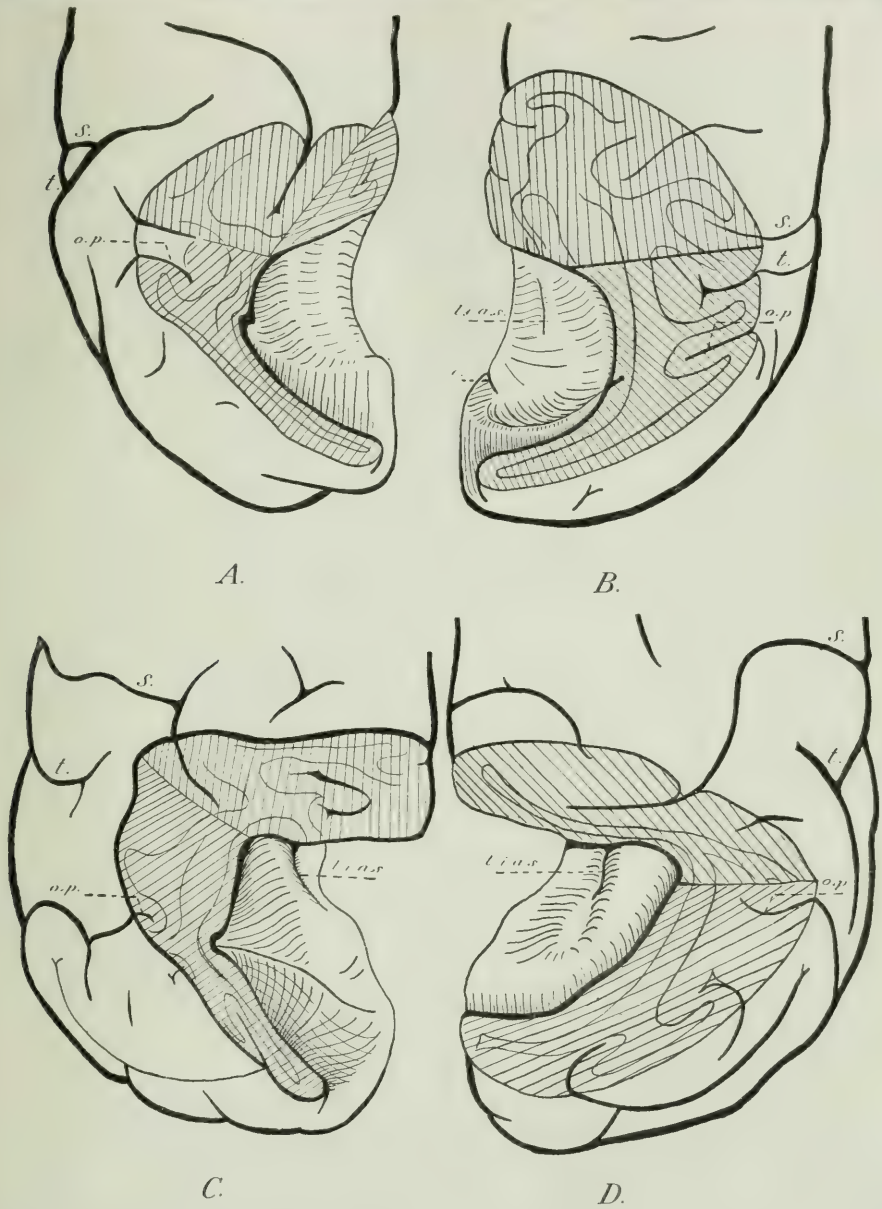


Fig. 50. — Dissection du complexe calcarin chez : A, *Cebus apella* L., n° 1932-313 ; B, *Cercopithecus* sp., n° 1927-126 ; C, *Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-623 ; D, *Ateles ater* C., n° 1933-338. — G. N. × 2.

bourrelet transversal et de l'encoche vient se confondre avec celle de la fente operculaire. Cette remarque est capitale ; elle nous fait pressentir la

continuité des phénomènes superficiels et profonds de l'antagonisme externe ; par là, elle va nous donner la clef du problème si complexe dont je viens d'analyser les divers éléments.

J'interprète en effet les précédentes données comme suit : par son apparition (Cf. *Saïmiri sciureus* L., vue externe, fig. 48), le second pli externe amène en arrière de lui la production d'un sillon compensateur, le *sulcus lunatus*. Ultérieurement, dans son évolution d'avant en arrière et de haut en bas, il entraîne avec lui la lèvre antérieure du *sulcus lunatus*, creusant ainsi progressivement la fente operculaire ; la formation de cette dernière est en outre favorisée par la résistance occipitale, s'exerçant en sens inverse du processus précédent, mais extérieurement à lui ; profondément, ce mouvement se traduit par un aplanissement du bourrelet longitudinal du versant inférieur de la rétrocalcarine (Cf. *C. capucinus* L. et *C. apella* L.). Parvenu au terme de son extension, le second pli vient buter contre le bourrelet transversal, obstacle d'autant plus solide qu'il s'adosse à la voûte osseuse occipitale ; c'est donc là que se situe, en fin de compte, la résistance occipitale ; c'est là également que s'achève la poussée pariétale externe ; et c'est enfin au même niveau que se terminera la fente operculaire, solidaire de cette poussée pariétale.

On vérifiera d'une manière constante, et aussi bien chez les Catarhiniens que chez les Platyrhiniens, que la fente operculaire présente toujours son maximum de profondeur en regard du bourrelet transversal ; on notera, d'autre part, que c'est à ce même niveau que l'opercule complet présente son maximum d'extension vers l'avant ; il n'est jamais symétrique par rapport à un axe longitudinal ; ainsi, profondément et superficiellement, se justifie le rôle capital que j'attribue au bourrelet transversal dans l'orientation de la fente operculaire et de l'opercule lui-même ; on ne saurait l'expliquer, à mon avis, que par l'application du mécanisme ci-dessus exposé.

En cas d'opercule incomplet (*Cebus capucinus* L.), la fente operculaire n'a pas encore atteint son niveau définitif ; dans les genres à opercule réduit, elle peut se situer en regard du bourrelet transversal si l'émersion est partielle (*Lagothrix lagotrica* H., n° 1931-623) ; mais, dès que l'émersion est totale, sa position devient brusquement très variable : le second pli de passage externe s'étant déployé à la surface du lobe occipital a perdu ses rapports intimes avec le versant inférieur de la scissure rétrocalcarine. La forme et la situation de l'opercule, ou, plus exactement, de ce qui en subsiste, ne sont plus alors commandées d'une manière aussi rigoureuse, car l'antagonisme externe est devenu entièrement un phénomène de surface ; c'est pourquoi les divers éléments en présence, et l'opercule en particulier, pourront prendre les dispositions diverses que j'ai signalées en décrivant les plissements des Atèles.

***

Par l'interprétation du complexe calcarin, du complexe pariéto-occipital proprement dit et des rapports superficiels et profonds entre ces deux sys-

tèmes, il est maintenant possible de dégager une vue d'ensemble de l'antagonisme pariéto-occipital ; celui-ci se montre composé d'une suite de phénomènes s'enchaînant dans l'ordre ci-après :

Le manque de place dans le sens antéro-postérieur occasionne, comme l'expliquait Broca, la formation de l'incisure pariéto-occipitale ; à mesure que cette anfractusotié entame plus profondément le bord supérieur de l'hémisphère et s'étend ainsi sur les deux faces externe et interne, se constituent *nécessairement* les plis de passage pariéto-occipitaux proprement dits de Gratiolet ; j'insiste sur le caractère obligatoire de ce processus, facilement vérifiable expérimentalement sur n'importe quelle matière plastique, de la terre à modeler par exemple.

Refoulés en arrière par la poussée pariétale, qui ne fait que prolonger elle-même la poussée frontale, les plis de passage externes, limités dans leur mouvement par la résistance occipitale, conditionnent la situation, désormais précise (1), du *sulcus lunatus* et son développement ultérieur, puis déterminent l'apparition de l'opercule occipital et, au moment de leur émersion, celle du sillon occipital supérieur.

Subissant la même poussée pariétale, les plis de passage internes commencent par s'étendre également vers l'arrière, puis, chez les Platyrhiniens les plus élevés, se portent en avant sous l'action du *cuneus* en disparaissant à peu près complètement dans la profondeur de l'incisure pariéto-occipitale.

II. — RÉGION TEMPORO-OCCIPITALE

La région qui, à présent, retiendra notre attention se place au-dessous de la précédente et unit par conséquent les lobes temporal et occipital ; elle occupe sur la face externe l'étroit espace compris entre la partie supérieure du sillon parallèle et le pôle occipital ; plus développée à la face interne, elle y est représentée par la zone sous-jacente au complexe calcarin et se continue directement en avant vers le lobe piriforme. Toujours moins étendu que le précédent, ce territoire temporo-occipital n'en est pas moins important par sa situation tout à fait particulière et les lumières que son interprétation fournit sur le développement des deux lobes adjacents.

1. — Région temporo-occipitale externe.

Triangulaire à sommet postérieur, elle est partagée par le sillon occipital inférieur, qui la parcourt d'avant en arrière et de haut en bas jusqu'au pôle occipital, en deux gyrus qui représentent les troisième et quatrième plis de passage externes de la nomenclature de Gratiolet. L'évolution du sillon occipital inférieur est assez simple et permet de comprendre en même temps celle des deux plis dont il constitue la limite commune. Apparaissant avec

(1) Le *sulcus lunatus* existe à l'état rudimentaire et dans des positions variables chez les Lémuriens.

l'opercule, c'est-à-dire chez *Pithecia monacha* H. adulte et *Brachyurus rubicundus* Is. Geoffr., ce sillon se présente comme une conséquence éloignée de l'antagonisme pariéto-occipital. La poussée pariétale, après avoir déterminé l'apparition du « sillon B » et celle de l'opercule chez ces Singes, continue à s'exercer profondément en bas et en arrière, où elle se trouve en opposition avec la résistance du cervelet ; au niveau où les deux forces s'affrontent, se creuse une anfractuosité ; l'influence pariétale étant prédominante, cette anfractuosité offrira toujours dans le genre *Cebus*, où elle atteint son maximum de développement, une concavité dirigée en haut et en arrière ; dans ces dernières formes, les troisième et quatrième plis, largement ouverts en avant, au-dessous du bras descendant du pli courbe, sont notablement rétrécis dans leur partie moyenne à cause du grand développement de l'opercule occipital : la fente operculaire, se prolongeant vers le sillon occipital inférieur, tend à le rejoindre et le rejoint même en fait exceptionnellement, supprimant alors en surface le troisième pli ; quant au quatrième, il se trouve fortement amoindri du fait que la lèvre supérieure de l'occipital inférieur devient à son tour operculisante.

Au delà de ce stade, c'est-à-dire dans le cas d'opercule réduit, le sillon occipital inférieur perd beaucoup de son importance pour une raison facile à prévoir : les plis de passage externes déterminent, au moment de leur émersion, la production de l'occipital supérieur ; les conditions de la morphogenèse de ce sillon ont été étudiées plus haut en détail ; le même processus, s'étendant à l'occipital inférieur, refoule vers le bas sa partie postérieure, qui, ne pouvant bien évidemment se prolonger au delà du bord inférieur de l'hémisphère, se raccourcit de plus en plus ; consécutivement, son extrémité antérieure se redresse au contraire progressivement ; ainsi, dans son ensemble, le sillon subit une rotation, et les différents aspects observés dans le genre *Lagothrix* donnent une idée précise de ce mouvement ; chez les *Eriodes* et les *Ateles*, il est enfin fréquemment transversal, ce qui représente le terme de cette rotation.

Il est à remarquer que l'occipital inférieur est très souvent accompagné par un petit sillon placé au-dessous et en avant de lui et qui subit les mêmes déplacements ; je pense qu'il doit donc lui être annexé, et c'est pourquoi je le désigne ici sous le nom de *sillon occipital inférieur accessoire* ; il traduit le retentissement le plus lointain de l'antagonisme pariéto-occipital externe vers le lobe temporal.

2. — Région temporo-occipitale interne.

Quadrangulaire dans son ensemble, elle est traversée en diagonale, de bas en haut et d'avant en arrière, par les sillons collatéral et occipito-temporal. Dans les formes primitives comme les *Hapalidæ*, on peut voir déjà apparaître, comme je l'ai signalé au début de cette étude, une petite anfractuosité dont la situation n'est pas quelconque : elle suit exactement le sommet de la concavité que forme la région temporo-occipitale interne

en se moulant sur le cervelet ; ce sommet se déplaçant vers le haut à mesure qu'on se rapproche du bord postérieur de l'hémisphère, l'anfractuosité possède déjà une forte obliquité, caractère qu'elle conservera dans toute la série des Singes. En décrivant le néopallium des *Hapalidæ*, je lui avais appliqué provisoirement le terme de collatéral, sous lequel on la désigne couramment, mais, dans ce chapitre d'interprétation, il convient de préciser qu'elle doit être considérée comme l'ébauche commune du collatéral et de l'occipito-temporal ; il peut arriver, en effet, qu'elle s'étende si loin sur le lobe temporal qu'il soit difficile d'y voir seulement l'amorce du sillon collatéral ; une telle disposition est réalisée, par exemple, sur l'*Hapale pennicillata* décrit par Kukenthal et Ziehen ; chez *Alouatta*, on retrouve parfois un aspect indifférencié, l'anfractusotié descendant alors jusqu'au bord inférieur de l'hémisphère et se bifurquant là en un petit rameau antérieur et un petit rameau externe (Cf. *Alouatta ursina* H. n° 1913-361, hémisphère gauche) ; dans ce cas, il s'agit véritablement de fusion primitive, car d'autres hémisphères d'*Alouatta*, illustrant un stade un peu plus évolué, montrent la fragmentation de cette fissure en collatéral et occipito-temporal.

Ce point étant acquis, l'évolution de ces deux fissures peut se résumer de la façon suivante :

Dans les deux séries cérébrales des Platyrhiniens, s'observe la fusion originelle dont je viens de parler (*Callithrix*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Aotus*, *Saïmiri*, parfois *Alouatta*) ; à mesure que ce sillon unique se développe, il se rapproche de plus en plus du complexe calcarin, et son extrémité supérieure finit par disparaître profondément entre les deux lèvres de la rétro-calcarine (*Brachyurus*, *Saïmiri*) ; puis s'effectue la segmentation en collatéral proprement dit et occipito-temporal (occasionnellement *Alouatta*, très souvent *Cebus*) ; enfin les Platyrhiniens supérieurs (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) montrent, en plus de cette segmentation, un collatéral complètement exposé en surface ; ce dernier fait s'explique par la tendance du complexe calcarin à perdre chez eux une partie notable de sa profondeur, sous la poussée *transversale* des plis de passage externes, complètement émergés à la face externe du lobe occipital ; dans ce mouvement, l'extrémité supérieure du collatéral est elle-même repoussée en surface et retrouve ainsi, secondairement, sa situation primitive.

3. — Évolution générale de la région temporo-occipitale.

Si maintenant, après avoir interprété la topographie de ses deux faces, l'on considère la région temporo-occipitale dans son ensemble, on constate que son orientation subit de profondes modifications dans la série des Singes Platyrhiniens ; ceci est le résultat d'un phénomène du plus grand intérêt, car il contribue hautement à caractériser le cerveau des Primates : la rotation du lobe occipital dans le plan sagittal.

On se rappelle que chez les Lémuriens, le lobe occipital n'est encore pré-

sent que sous forme d'ébauche. Il est alors fortement oblique en haut et en arrière, comme l'indique la direction de la scissure calcarine. Mais déjà se creuse à son bord postéro-inférieur une légère dépression qui ne fera que s'accentuer chez les Platyrhiniens inférieurs, *Aotus*, *Alouatta*, *Callithrix*, pour atteindre son maximum de netteté chez le *Pithecia monacha* H. Dans la concavité de cette dépression s'engage le lobe pétreux du cervelet, jusqu'au collet, dans la *fossa subarcuata* du rocher ; von Haller v. Hallerstein la désigne sous le nom d'*incisura petrosa* ; le terme est impropre, puisqu'il ne s'agit pas d'une incisure ; je crois préférable de l'appeler *encoche pétreuse*. Par sa position, par sa fixité, le lobe pétreux du cervelet constitue un axe transversal fixe autour duquel le lobe occipital, à partir de sa position primitivement oblique, effectue sa rotation dans le sens sagittal, d'avant en arrière et de haut en bas ; la conséquence de ce mouvement sera de créer une angulation marquée entre les lobes occipital et temporal, qui, de cette façon, s'individualisent l'un en regard de l'autre en prenant une orientation symétrique par rapport à l'encoche pétreuse ; chez *Alouatta*, une petite anfractuosité ou *incisure sus-pétreuse* (Cf. *Alouatta ursina* H., n° 1913-361), branche collatérale de l'occipito-temporal, peut inciser à ce niveau le bord inférieur de l'hémisphère et remonter un peu sur la face externe, soulignant cette démarcation : située au sommet de l'angle, elle représente donc la limite exacte, géométrique, entre les deux lobes. Ultérieurement, cette angulation perd de sa netteté, car le cerveau évolue :

— soit vers une forme de plus en plus subsphérique, comme dans le genre *Cebus*, où s'annonce l'abaissement du lobe occipital sur toute sa longueur, qui se réalisera chez les Catarhiniens supérieurs et l'Homme ;

— soit vers une forme de plus en plus allongée et surbaissée, comme dans les genres *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*, et dans les deux cas, du pôle temporal au pôle occipital, le bord inférieur de l'hémisphère décrit une courbe à peu près uniforme ; chez le *Lagothrix* toutefois, il arrive encore de rencontrer une encoche pétreuse très nette, pouvant être surmontée d'une *incisure* sus-pétreuse tout aussi marquée que chez *Alouatta* (Cf. Hémisphère droit du *Lagothrix*, n° 1932-329).

***

RHINENCÉPHALE

La régression du rhinencéphale dans la série des Mammifères est l'un des caractères les plus remarquables de l'évolution du cerveau, et les Singes Platyrhiniens, moyen terme dans le groupe des Primates, en montrent bien les résultats. Des *Hapalidæ* aux *Atelidæ*, la base du pédoncule olfactif, les stries olfactives et le tubercule olfactif s'enfoncent peu à peu dans la vallée sylvienne, surplombée de plus en plus nettement par l'extrémité antérieure du lobe piriforme ; le corps paraterminal devient de plus en plus étroit ; quant à l'écorce olfactive, elle reste pratiquement impossible à identifier anatomiquement dans sa partie antérieure, notamment au-dessus du corps

calleux, dont les fibres se confondent avec les siennes : à ce niveau elle se trouve, en effet, prise entre l'agrandissement du néopallium et celui du corps calleux, qui en est la conséquence ; il en résulte que l'hippocampe et le *gyrus dentatus*, enserrés de haut en bas entre ces deux formations, se réduisent à deux bandes corticales extrêmement minces ; en arrière du corps calleux, où les conditions ont subitement changé, ces deux circonvolutions reprennent un plus grand développement, soit en profondeur (la plus grande partie de l'hippocampe rétro-commissural, pour constituer dans le centre du ventricule latéral la corne d'Ammon), soit en surface (le *gyrus dentatus* et l'extrémité inférieure et interne de l'hippocampe).

Mais c'est surtout au niveau où le rhinencéphale se raccorde au lobe temporal que le *gyrus dentatus*, l'hippocampe et le fornix, qu'il présente un aspect particulier chez les Primates. Sa régression s'oppose à cet endroit, plus complètement qu'à aucun autre, à l'énorme extension du néopallium avoisinant ; nous allons le voir en abordant la question de la genèse du crochet de l'hippocampe, qui me paraît devoir être revisée à la suite de mes observations sur les Platyrhiniens.

Genèse du crochet de l'hippocampe.

Le problème de la genèse de l'*uncus* a depuis longtemps retenu l'attention des anatomistes ; les principales théories émises sur ce point, parmi lesquelles celle de Mutel apparaît de beaucoup la plus solide, sont les suivantes :

1° *Théorie de* Giacommini *et de* Levi. — Voisines l'une de l'autre, elles

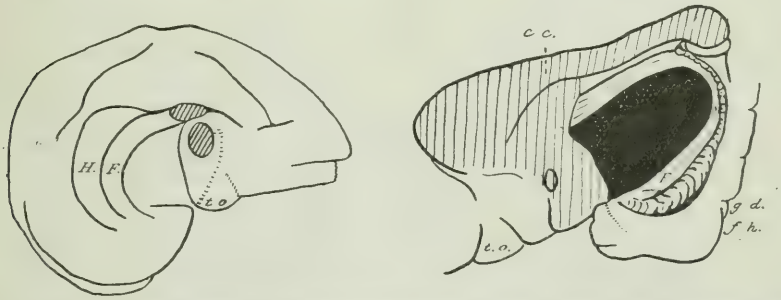


Fig. 51. — A gauche : face interne de l'hémisphère gauche chez un Marsupial, *Macropus rufus* D, n° 1924-22. (G. N.). A droite : rapports du *fornix* et du *gyrus dentatus* chez un Carnassier, *Ursus arctos* L., n° 1931-649. (G. N.).

supposent toutes deux que la corne d'Ammon, gênée dans son développement par des obstacles que Giacommini ne nomme pas et que Levi pense être l'exiguïté de la cavité ventriculaire à ce niveau, est obligée de se recourber en arrière et en dedans (Giacommini), ce qui entraîne une saillie de son cortex de part et d'autre de la bandelette de Giacommini.

L'écorce olfactive, étant en pleine régression dans la série des Mammi-

fères, ne saurait être gênée dans son développement ; ou, si on l'admet, il devient impossible d'expliquer que la grande extension du territoire correspondant à l'*uncus* chez la Taupe, la Chauve-Souris, le Lapin — pour rappeler des types cités par Giacommini — ne s'accompagne pas de la formation d'un crochet.

2° *Théorie de* Zuckerkandl. — Zuckerkandl pense que la région du crochet de l'hippocampe subit une rétraction, consécutive à l'atrophie générale du rhinencéphale, cette rétraction l'obligeant à se recourber en arrière. L'idée semble juste, mais, ainsi que le fait remarquer Mutel, il ne s'agit pas à vrai dire d'un phénomène d'involution ; au cours de l'ontogénie en effet, on assiste à la formation complète de l'*uncus* chez les Singes et l'Homme, ce que laissait supposer l'allure de cette région chez le fœtus de *Cebus* sp., n° 1900-402. L'hypothèse de Zuckerkandl demandait donc à être reprise et précisée.

3° *Théorie de* Mutel. — La donnée essentielle pour Mutel réside dans l'énorme développement du lobe temporal chez les Primates, comparativement à la région du crochet de l'hippocampe, ou, plus précisément, dans un déplacement très important du pôle temporal en bas et en dedans, par rapport au pôle hippocampique (1). Il s'ensuit que le pôle temporal, en s'allongeant, entraîne, en les déformant, les portions voisines des formations hippocampiques et détermine une coudure sur la scissure d'hippocampe et sur le corps godronné. Conjointement, la *fissura hippocampi* subit un élargissement qui permet le déploiement à la surface de formations ammoniques profondément situées : la *première lame* d'hippocampe forme les *circonvolutions digitales* dans la scissure de l'*uncus* ; la deuxième lame, la circonvolution intralimbique qui est une lame d'hippocampe inverti extraventriculaire.

Soulignant la portée de l'évolution en sens inverse du néopallium et du rhinencéphale et notamment du lobe temporal et de la région du crochet de l'hippocampe, la conception de Mutel réalise un progrès très net sur celle de Zuckerkandl. Passant en revue, d'autre part, de nombreux groupes de Mammifères, l'auteur a pu saisir, dans ses grandes lignes, la genèse de l'*uncus*. Toutefois les données qu'il fait valoir ne suffisent pas à expliquer l'enroulement de l'*uncus* ; s'il est vrai que le pôle temporal, en s'abaissant et en se portant en dedans, entraîne avec lui le pôle hippocampique en l'absence de toute autre influence, ce dernier devra se trouver également déjeté en bas et en avant, et ce n'est pas ce que l'on observe. Ainsi, du moment que l'extrémité du lobe temporal n'acquiert pas dans son déplacement une courbure suffisante pour imposer à l'*uncus* cet aspect enroulé caractéristique d'où il tire son nom, c'est sans doute qu'un autre facteur doit intervenir, isolé ou surajouté au précédent, pour déterminer cette morphologie spéciale.

On peut avancer que tout se passe comme si ce facteur nouveau, encore imprécisé, retenait en arrière l'extrémité du crochet de l'hippocampe.

(1) Mutel désigne sous le nom de pôle hippocampique le point le plus antérieur du lobe piriforme.

L'idée se présente alors à l'esprit qu'à l'accroissement du néopallium temporal peut s'opposer la régression des formations rhinencéphaliques signalée par ZUCKERKANDL ; ces deux mouvements s'effectuant en sens inverse au niveau de deux régions juxtaposées, le lobe piriforme et l'extrémité du lobe temporal, il pourrait très bien en résulter la constitution d'une zone recourbée.

Il s'agit donc d'examiner les éléments qui se rattachent à l'extrémité postérieure du crochet de l'hippocampe, c'est-à-dire le *gyrus dentatus*, l'hippocampe inverti et le *fornix*, et de voir s'ils ne peuvent représenter le facteur dont je viens de parler.

Le *gyrus dentatus* est une circonvolution rhinencéphalique avortée ; entièrement visible et lisse chez les Mammifères inférieurs comme les Monotrèmes et les Marsupiaux, il disparaît progressivement dans la partie supra-commissurale de son parcours, au fond du complexe appelé *sulcus callosus* ; plus en arrière, après avoir contourné le *splenium* du corps calleux, il apparaît nettement, longeant extérieurement le *fornix*, et descend jusqu'à l'*uncus* en se couvrant peu à peu d'indentations ; celles-ci commencent à s'esquisser chez les Carnassiers de grande taille, l'Ours par exemple, tandis que se dessine un *uncus*, encore très ouvert ; elles deviennent plus nombreuses et profondes chez les Singes et chez l'Homme, en même temps que se ferme la courbure de l'*uncus*, et confèrent alors au cortex qui les supporte l'aspect godronné qui le caractérise classiquement ; à son extrémité inférieure, le *gyrus dentatus* se redresse brusquement pour constituer la bandelette de GIACOMMINI. L'ontogénie humaine retrace le même processus, ainsi que le montrent les travaux de MUTEL, et l'un de ces stades est figuré sur le cerveau de fœtus de *Cebus* sp. décrit plus haut, où le *gyrus dentatus* est lisse et la bandelette de GIACOMMINI encore absente ; en somme, le *gyrus dentatus* devient dentelé à mesure que se réduit la distance séparant le splénium du corps calleux du sommet de l'*uncus* ; désormais trop long pour le trajet à parcourir, il se laisse plisser transversalement ; ses indentations apparaissant comme la conséquence

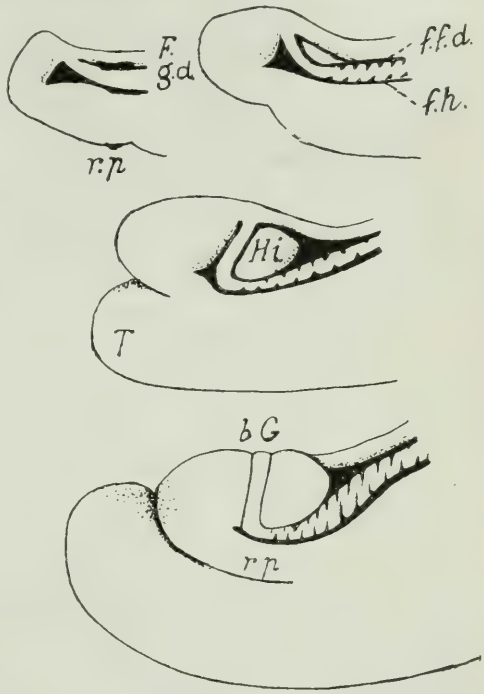


Fig. 52. — Développement du crochet de l'hippocampe chez l'Homme. (R. ANOTHNY, d'après MUTEL.)

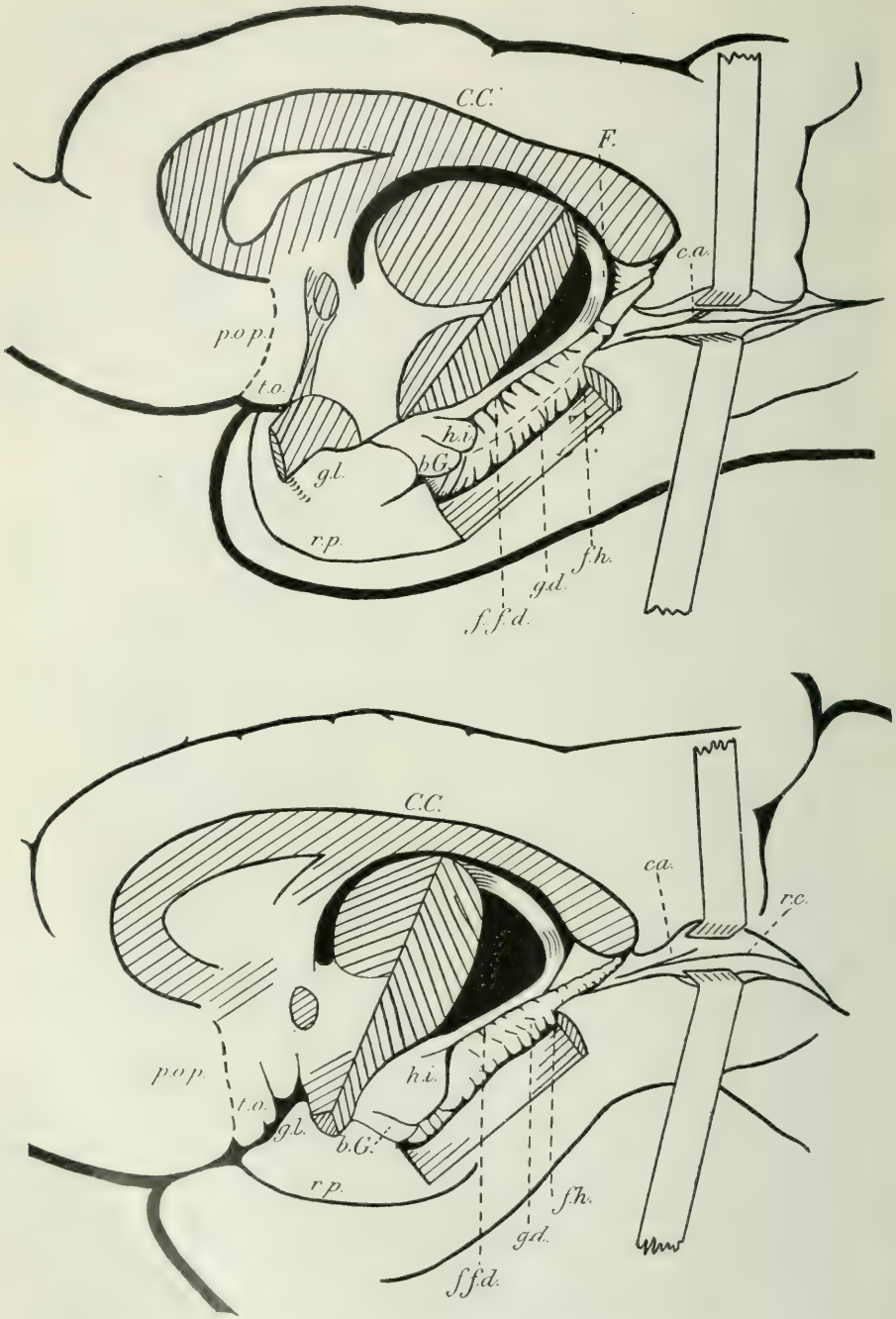


Fig. 53. — *Pars limbica* du rhinencéphale et complexe calcarin : en haut, chez *Ateles paniscus* L., n° 1929-38 ; en bas, chez *Ateles ater* F. Cuv., n° 1933-338. — G. N. × 2,5 environ.

du mouvement que nous étudions, il n'y joue certainement aucun rôle actif.

La constitution du *gyrus intralimbicus* est également un phénomène essentiellement passif. On sait que l'hippocampe inverti est très étendu chez les Mammifères inférieurs, les Marsupiaux par exemple, et qu'il subit une régression de plus en plus sensible à mesure que l'on s'adresse à des groupes de Mammifères plus évolués, c'est-à-dire à mesure que se referment les lèvres de la *fissura fimbrio dentata* : ce rapprochement se faisant dans son en-

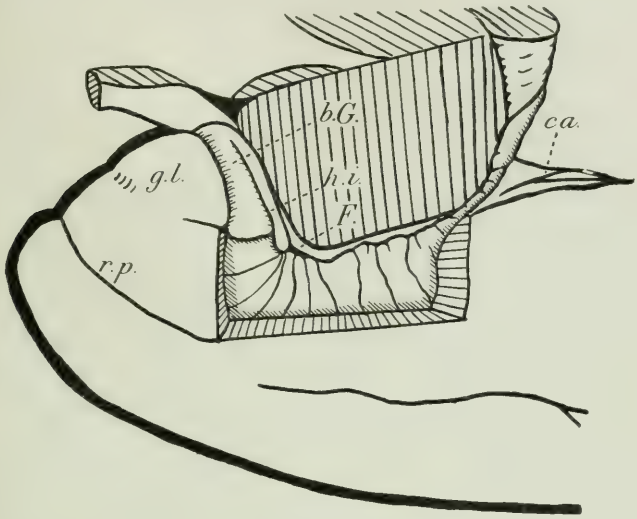


Fig. 54. — Vue inférieure du crochet de l'hippocampe chez *Ateles paniscus* L., n° 1929-38. — G. N. × 4 environ.

semble de haut en bas (1), la *fissura fimbrio-dentata* demeure béante à son extrémité inférieure chez les Primates, d'où la persistance d'un ilot d'hippocampe inverti ; l'enroulement de l'*uncus*, qui s'accompagne également d'un élargissement de la *fissura fimbrio-dentata* à son niveau (Voir Ontogenèse de l'*uncus* par Mutel), favorise, lui aussi, la présence de ce petit territoire triangulaire (Voir notamment *Ateles ater* F. Cuv., fig. 53).

Le fornix, au contraire, par sa situation et sa structure, semble réaliser les conditions recherchées. Partie essentielle du système conducteur descendant du rhinencéphale, il est composé de fibres issues de cellules de l'hippocampe, du *gyrus dentatus* et du lobe piriforme ; il longe ces formations de bas en haut jusqu'au *plenium* du corps calleux (Voir *Hapale*, *Aotus*, *Saïmiri*, *Cebus*, *Ateles*, fig. 30, 31, 53), puis, passant à la face inférieure de ce dernier, repose sur les couches optiques et sur le troisième ventricule, dont il représente la voûte ; il se raccorde là au *fornix* du côté opposé, par l'intermédiaire de fibres transversales avec lesquelles il constitue la lyre ou *psalterium*. Les deux *fornices* réunis sur la ligne sagittale médiane forment

(1) Si l'on met à part le *gyrus fasciolaris* des Carnivores.

une véritable sangle, qui cravate le diencéphale et dont le sommet est un point absolument fixe (1) ; le *fornix*, solidement maintenu à sa partie supérieure, s'oppose de cette façon à tout déplacement, en bas et en avant, du lobe piriforme. Donc, si le lobe temporal, dans son mouvement en bas, en avant et en dedans, a tendance à repousser devant lui le lobe piriforme, celui-ci demeure fortement retenu en haut et en arrière par la partie postérieure du *fornix* ou *fimbria*. La courbure qui caractérise le crochet de l'hippocampe me semble être le résultat de ces deux influences contraires agissant simultanément.

Remarques relatives a l'ensemble de l'hémisphère.

La topographie des différents lobes étant interprétée, il est bon, dans une synthèse rapide, d'imaginer l'évolution de l'hémisphère considéré dans son entier. La distribution des plissements et des sillons se fait suivant deux variantes, séparées par des différences capitales, qui permettent d'établir une séparation très nette entre *Cebidæ* et *Atelidæ*. Les rapports de la scissure de Sylvius et du sillon intrapariétal affectent deux aspects, suivant qu'il existe (*Atelidæ*) ou non (*Cebidæ*) un complexe sylvio-intrapariétal. Ce caractère apparaît déjà avec une grande netteté sur les types platyrhiniens les plus inférieurs, c'est-à-dire avant qu'aucune influence n'ait pu s'exercer sur la topographie pariétale ; sa présence concorde avec un mode d'operculisation très spécial de l'insula et de ses annexes. Plus tard, les antagonismes de croissance des lobes entrent en jeu, donnant lieu à d'importants remaniements de la morphologie de l'hémisphère ; de tels phénomènes résultent du manque d'espace et ont pour conséquences fondamentales la constitution de deux opercules :

a. L'opercule frontal, languette néopalléale recouvrant facilement l'insula, en raison des rapports intimes de cette dernière avec les noyaux gris centraux ;

b. L'opercule occipital, lèvre postérieure, considerablement hypertrophiée, du *sulcus lunatus* et dont la formation est due à la constitution des plis de passage pariéto-occipitaux de Gratiolet, puis à leur refoulement vers l'arrière, car la poussée frontale s'avère toujours la plus forte.

Les deux influences frontale et occipitale modèlent des cerveaux globuleux chez les *Cebidæ* et imposent aux principales anfractuosités de la région pariétale une orientation radiaire ; c'est ainsi que le sillon parallèle, après s'être progressivement rapproché de la scissure de Sylvius par son extrémité supérieure, la rejoint superficiellement, puis se prolonge par un *processus acuminis* en direction du bord supérieur de l'hémisphère ; il s'engage dans l'angle très aigu que forment, en dessinant un V renversé, les deux branches de l'intrapariétal ; les plis de passage pariéto-occipitaux externes de Gratiolet s'enfouissent peu à peu sous l'opercule occipital, fortement

(1) Cette sangle est renforcée en arrière par les fibres du *splenium* du corps calleux.

comprimés d'avant en arrière, de part et d'autre de l'incisure pariéto-occipitale qui leur sert d'axe ; tout, en somme, concourt à donner l'impression de tassement qui me semble la principale caractéristique des cerveaux courts et massifs. Sur les cerveaux allongés du groupe des *Atelidæ*, l'antagonisme entre les lobes frontal et occipital se montre assez différent. La poussée frontale, lorsqu'elle s'exerce au maximum (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) se révèle encore plus puissante, refoulant la scissure de Sylvius dans son tiers moyen au point de pouvoir y faire apparaître un angle sylvien voisin de 90°. D'un autre côté, les plissements du lobe occipital, dont l'extension vers l'arrière devient possible, se déploient en surface ; ils repoussent vers le pôle postérieur de l'hémisphère l'opercule occipital et le sillon occipital supérieur, nouvellement formé ; il s'ensuit que les anfractuosités radiaires sont beaucoup moins fréquentes que chez les *Cebidæ* : l'opercule frontal entraîne dans son déplacement la partie postérieure, considérablement allongée, de la branche horizontale de l'*arcuatus* et parfois l'extrémité inférieure du sillon central ; l'intrapariétal se défléchit, le *sulcus lunatus* pivote sur lui-même pour prendre des orientations diverses, dessinant souvent un croissant à concavité inférieure ; le sillon parallèle demeure constamment à distance de la scissure de Sylvius ; on note, en définitive, tout un ensemble de particularités provenant d'une application différente des antagonismes de développement.

Les *Hapalidæ* apparaissent en marge des autres Platyrhiniens. Ce qui frappe avant tout dans l'étude de leur cerveau, si on le compare avec celui des Lémuriens, ce n'est pas tant, comme il est classique de le penser, son aspect lissencéphalique — dû en grande partie à la très faible taille de ces Singes — que sa forme elle-même. Les lobes, ou tout au moins les territoires imparfaitement limités qui les annoncent, se sont en effet profondément transformés ; le lobe occipital, après avoir subi un décalage important en bas et en arrière, a fini par recouvrir complètement le cervelet ; le lobe temporal, s'abaissant au-devant de la scissure rhinale postérieure, se prolonge à la face inférieure du cerveau, et les deux pôles temporaux avoisinent le plan sagittal médian ; le lobule orbitaire commence à s'excaver. Quant aux rares anfractuosités présentes, elles offrent un aspect en rapport avec ces modifications.

La scissure de Sylvius, fréquemment convexe vers l'avant chez les Lémuriens, devient à peu près rectiligne.

La scissure calcarine, qui était fortement oblique de bas en haut et d'avant en arrière, a pivoté autour de son tiers moyen ; son extrémité postérieure s'est portée en bas, tandis que l'antérieure, se rapprochant du seuil des hémisphères dans un mouvement en sens inverse, côtoie désormais de très près la *fissura hippocampi*, dont elle dérive d'ailleurs ontogénétiquement.

Le sillon collatéral, quand il existe, se révèle une conséquence de la rotation du lobe occipital, puisqu'il apparaît exactement, comme je l'ai dit ailleurs, au niveau où la courbure formée par la face interne du lobe occipital atteint son degré le plus fort ; c'est de part et d'autre de ce point

d'origine que le sillon collatéral se prolongera plus tard, lorsque cette courbure continuera à s'accentuer.

Le sillon orbitaire, enfin, ne fait que souligner intérieurement le rebord sourcilier.

Il résulte de ces dispositions nouvelles et malgré l'allure primitive du lobe frontal — où, notamment, l'opercule devant recouvrir plus tard une grande partie de l'insula est encore inexistant (Cf. fig. 25) (1) — un aspect d'ensemble déjà subsphérique, indiquant que l'on est en présence d'un cerveau typique de Singe, et je pense que c'est là le fait capital.

Cette première répartition des Singes Platyrhiniens en trois groupes fondamentaux sera examinée de plus près dans un instant ; il suffisait d'insister ici sur l'importance de la NOTION DE MANQUE D'ESPACE, qui domine l'action de chaque lobe sur les lobes voisins.

Une autre notion capitale pour la compréhension de certains problèmes de morphologie néopalléale est celle du RELIEF; bien qu'on n'en tienne habituellement plus compte depuis longtemps, je dois dire qu'elle m'a été de la plus grande utilité pour discuter et comprendre les homologies de la *præsylvia* ainsi que le mécanisme intime de l'antagonisme pariéto-occipital. C'est en effet après avoir reconstitué la genèse de l'excavation orbitaire et du rebord sourcilier qui la surplombe que l'assimilation d'une seule fissure, quelle qu'elle fût, avec la *præsylvia* des non-Primates m'est apparue impossible. Soulevé au niveau où devait normalement se situer le tiers moyen de cette scissure, le néopallium ne pouvait que l'effacer, la scindant ainsi en deux segments, et il devenait aussitôt probable que ces deux segments étaient l'*arcuatus* et le fronto-orbitaire ; de même, c'est l'examen raisonné du versant inférieur de la rétrocalcarine qui m'a montré comment l'opercule occipital pouvait se former sous l'action des plis de passage pariéto-occipitaux externes de GRATIOLET.

J'ajouterai enfin que, pour saisir l'ensemble des phénomènes réglant la distribution des anfractuosités et des plissements, j'ai cru bon de ne pas m'en tenir à l'étude de leur aspect superficiel, mais de considérer leurs versants. Il va de soi que l'on ne peut se figurer la poussée que traduit un opercule sans avoir apprécié la profondeur et l'orientation de sa fente operculaire ; en appliquant ce principe toutes les fois qu'il était possible, je crois être arrivé à expliquer d'une façon satisfaisante la genèse de plusieurs sillons. C'est ainsi qu'en écartant les lèvres des deux branches de l'occipital supérieur et en constatant à ce niveau la présence de deux petits opercules, opposés par le sommet, il m'a paru évident que la formation de ce sillon résultait de la résistance offerte par le cervelet au déploiement des plis de passage de GRATIOLET.

(1) Le lobe temporal est à ce stade aussi large que le lobe frontal, et c'est lui qui cache entièrement l'étroit territoire insulaire des *Hapalidæ*.

REMARQUES RELATIVES A LA CLASSIFICATION ET A L'ORIGINE DES SINGES PLATYRHINIENS

I. — La morphologie cérébrale apparaît immédiatement de la plus grande utilité pour la classification d'une série zoologique telle que les Singes, où la richesse des plissements, tout en obéissant à un schéma commun, donne lieu à une diversité d'aspects qui fait que chaque forme se distingue facilement des formes voisines ; en ce qui concerne particulièrement les Platyrhiniens, les deux grands phylums que je discerne, les *Cebidæ* et les *Atelidæ*, se présentent comme deux chaînes absolument distinctes, dont les différentes mailles se suivent fréquemment sans laisser entre elles la moindre solution de continuité, chacune restant cependant irréductible à la précédente ou à la suivante. Que l'on choisisse, en effet, dans le premier ou le second, un sillon quelconque, et l'on verra qu'il est possible d'en contrôler l'évolution d'un type à l'autre, avec une sûreté d'autant plus grande qu'à l'intérieur de chaque genre de fréquentes variations, dues à l'espèce, à l'âge ou à la présence d'anomalies, fournissent des aspects intermédiaires qui guident l'interprétation : par exemple, du *Pithecia monacha* H. jeune au *Cebus apolla* L. à opercule complet, on suit pas à pas toutes les modifications subies par l'intrapariétal et le *sulcus lunatus* ; il en va de même de l'*arcuatus*, de la scissure de Sylvius, du complexe calcarin, etc... Pour ce motif, chaque Platyrhinien se situe aisément au seul rang qui puisse lui revenir parmi les formes voisines, exactement comme vient s'inclure un fragment de puzzle à sa place nécessaire. Le mode d'operculisation de l'insula et de ses annexes donne un premier indice, fondamental, en le rangeant dans l'une des deux grandes familles des *Cebidæ* ou des *Atelidæ* ; puis la répartition, l'orientation des anfractuosités et des plissements sur les lobes font reconnaître le genre ; exceptionnellement, comme pour *Ateles Geoffroyi* K., l'espèce à laquelle appartient le spécimen considéré pourra être déterminée à son tour. Il peut se faire par ailleurs que deux genres soient pratiquement superposables pour une zone plus ou moins étendue de leur cortex, comme cela arrive chez *Pithecia* adulte et certains *Cebus*, où la région pariéto-occipitale externe est pratiquement identique ; dans cette éventualité, la topographie d'une autre région, ici le lobe frontal, révélera l'écart qui subsiste.

La morphologie externe du cerveau est ainsi capable d'apporter en systématique des caractères décisifs, au point de faire retrouver sa position exacte, dans une série, à un type que les auteurs éprouvaient de sérieuses difficultés à y insérer par l'examen d'autres organes. Le cas de *Callithrix* est à ce point de vue singulièrement frappant : la plupart des systématiciens le classent avec *Aotus*, soit dans les Géopithèques (E. Geoffroy, Gervais), soit dans les *Nyctipithecinæ* (Max Weber, Flower et Lydekker), soit encore dans les *Mycetini* (Winge, Mocquet), bien qu'il s'en écarte par un certain nombre de traits osseux, se rapportant principalement au crâne et

aux dents ; on peut dire du reste que depuis Cuvier il a successivement occupé toutes les situations possibles, depuis les *Hapalidæ* (Elliot) jusqu'aux *Cebidæ*, qui grouperaient pour certains toutes les formes platyrhiniennes ; or, en fait, il est manifestement le représentant le plus primitif de la famille des *Cebidæ*. Un second exemple peut être fourni par *Saïmiri*, que Wood Jones, Winge et W. K. Gregory rattachent au genre *Cebus*

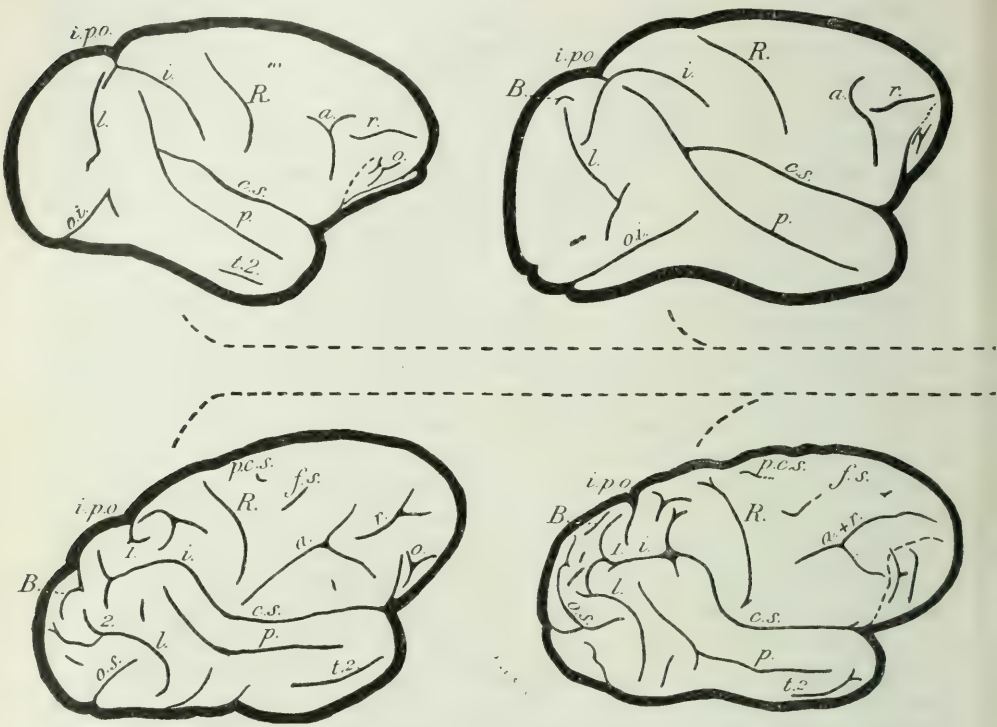


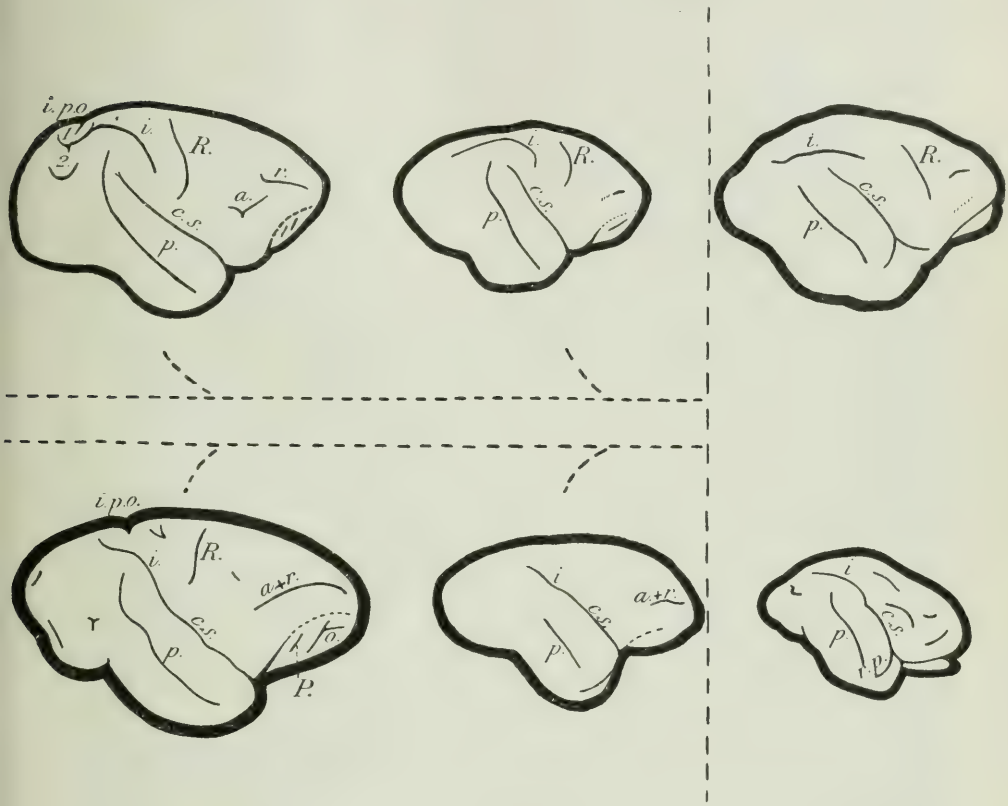
Fig. 55. — Tableau résumant l'évolution des caractères cérébraux chez les Platyrhiniens. La ligne pointillée verticale sépare deux formes lémuriennes (*Perodicticus potto* en haut, *Nycticebus tardigradus* en bas) des formes platyrhiniennes. A gauche de cette ligne, et de droite à gauche, en haut, les *Cebidæ: Callithrix amictus*, n° A. 5918 ; *Pithecia monacha* jeune, n° 1932-378 ;

pour former la sous-famille des *Cebinæ* et que Mocquet fait entrer dans les *Pithecinæ* avec *Pithecia* et *Brachyurus*, alors que l'examen de son cerveau ne laisse aucun doute sur son étroite parenté avec les *Atelidæ* ; on est enfin stupéfait de trouver parfois rapprochés dans la même sous-famille (*Cebinæ*) les genres *Cebus* et *Ateles*, qui, termes ultimes des deux phylums, sont, certainement, les deux types qui s'écartent le plus par leurs plissements cérébraux.

M'appuyant sur les données du présent travail, je propose, pour les spécimens que j'ai eus à ma disposition et qui constituent probablement l'une des collections les plus importantes à l'heure actuelle, la distribution suivante :

Famille des Hapalidæ :

g. *Hapale* ..... { *H. jacchus* L.
H. penicillatus E. Geof.
g. *Leontocebus* ..... *L. rosalia* L.
g. *Mystax* ..... *M. midas* L.
g. *Œdipomidas* ..... *O. œdipus* L.



Cebus capucinus, n° 1913-355 ; *Cebus fatuellus*, n° 1932-99 ; en bas, les *Atelidæ: Aotus felinus*, n° A. 5793 ; *Alouatta* sp., n° 1934-445 ; *Lagothrix lagotrica*, n° 1929-177 ; *Ateles paniscus*, n° 1931 ; 603. — G. N.

Famille des Cebidæ

Sous-famille des *Callithricidæ* :

g. *Callithrix* ..... { *C. moloch* H.
C. amicta E. Geof.

Sous-famille des *Pithecinæ* :

g. *Pithecia* ..... { *P. monacha* H.
P. albinasa.

Sous-famille des *Cebinæ* :

g. *Cebus* ..... { *C. hypoleucus* H.
C. capucinus L.
C. fatuellus L.
C. apella L.

Famille des Atelidæ :

Sous-famille des *Aotinæ* :

g. *Aotus*	*A. felinus* S. *A. trivirgatus* H.
g. *Saïmiri*	*S. sciureus* L.

Sous-famille des *Alouattinæ* :

g. *Alouatta*	*A. ursina* H. *A. nigra* E. Geof.

Sous-famille des *Atelinæ* :

g. *Lagothrix*	*L. lagotrica* H.
g. *Eriodes*	*E. arachnoïdes* E. Geof.
g. *Ateles*	*A. Geoffroyi* K. *A. paniscus* L. *A. Belzebuth* E. Geof. *A. ater* F. Cuv.

II. — Mais l'étude d'un organe quelconque donne généralement la possibilité de dépasser le cadre du groupe que l'on envisage, en faisant entrevoir ses affinités avec les groupes adjacents et, par voie de conséquence, ses origines possibles. Bien entendu tous les organes n'ont pas, à cet égard, une égale valeur, et les plus précieux sont ceux qui possèdent les propriétés les plus stables. Parmi les particularités du système squelettique couramment utilisées par les systématiciens se trouvent précisément les plus sensibles à l'action du milieu, les plus changeantes par conséquent. Le cerveau, au contraire, protégé par le crâne, conserve d'une manière remarquable ses caractères primordiaux, pour la raison qu'il échappe, mieux que n'importe quel appareil, à l'action des influences extérieures. Pour reprendre une expression de G. Elliot-Smith, ce serait *l'organe le plus conservateur de tout le corps*. Ses anfractuosités sont en quelque sorte l'enregistrement, sur le cortex, des principaux processus qui président à la croissance de ses diverses parties. Chez les Primates, c'est l'individualisation des lobes et leur développement qui par là se trouve traduit. L'écorce cérébrale réalise en somme une véritable cire molle, où viennent s'inscrire, à côté des signes de détail qui départagent les genres, les caractères durables de la famille ou même de l'ordre.

Quand on considère les deux lignées des *Cebidæ* et des *Atelidæ*, on est frappé de constater que leur topographie cérébrale est déjà indiquée à l'état d'esquisse chez les Lémuriens. L'ébauche des différents lobes, le degré d'operculisation de l'insula, la première indication, encore inconstante et imprécise, des sillons orbitaires, central, intrapariétal, du *sulcus rectus* et même du *sulcus lunatus*, annoncent le cerveau simien (1) ; et, confirmant le rapprochement avec les Platyrhiniens, la scissure de Sylvius peut, ou non, former avec l'intrapariétal le complexe sylvio-intrapariétal ; G. Elliot-Smith a signalé, dès 1902, que ce complexe existe chez *Nycticebus*

(1) G. Elliot-Smith fait remarquer, à ce propos, que les différences sont beaucoup plus faibles entre le cerveau des Lémuriens et celui des Platyrhiniens qu'entre ceux des différentes familles d'Édentés.

et, trente ans auparavant, FLOWER avait déjà observé que *Callithrix* possède pratiquement le même système circonvolutionnaire que certains Lémuriens. Deux thèses sont soutenables en présence de ces faits : ou bien les Singes du Nouveau Monde tirent leur origine des Lémuriens, dont on connaît la haute antiquité, ou bien ils se sont détachés, indépendamment d'eux, du tronc commun des Primates. Dans le premier cas, les deux phylums prolongés aussi loin que possible parmi les formes actuellement vivantes aboutiraient finalement à *Nycticebus* d'une part et *Loris*, ou *Perodicticus*, de l'autre, que, à l'intérieur de la famille des Lorisiformes, les auteurs s'accordent à ranger tous les trois dans la sous-famille des *Nycticebinæ*. Bien qu'il s'agisse de genres très spécialisés, le point de convergence des deux phylums apparaîtrait relativement proche ; de plus, le fait que les deux premiers sont exclusivement asiatiques et le dernier uniquement africain est extrêmement suggestif; il permettrait, en effet, de proposer l'idée — ou plutôt de l'appuyer puisqu'elle a déjà été émise par quelques anatomistes, dont G. ELLIOT-SMITH — que les *Cebidæ* et les *Atelidæ* sont d'origine asiatique : leurs ancêtres procéderaient des ancêtres de *Loris* et de *Nycticebus*, venus d'Asie en Amérique par un point trans-Pacifique au début de l'ère tertiaire. TATE REGAN a récemment (1930) soutenu la possibilité de l'origine lémurienne des Platyrhiniens ; ses arguments s'inspirent de la distribution géographique de ces animaux et surtout d'une importante étude de THORNTON CARTER (1922) sur la microstructure des dents ; dans un premier groupe de Primates comprenant les Lorisiformes, les *Tarsiidæ* et les Platyrhiniens, les prismes composant l'émail dentaire ont des bords festonnés et sont séparés par une grande épaisseur de substance interstitielle ; au contraire, chez les Lémuriformes et les Catarhiniens actuels et fossiles, ils se trouvent étroitement juxtaposés, et leurs bords sont droits. Ainsi les Lorisiformes auraient pu donner les Platyrhiniens, tandis que les Catarhiniens dériveraient des Lémuriformes.

Mais, si la microstructure des dents constitue un caractère important, il en est d'autres, de tout premier plan eux aussi, qui infirment l'hypothèse de TATE REGAN. Il est assez difficile d'admettre que les Catarhiniens aient pris naissance à partir des Lémuriformes si l'on se rappelle que leur encéphale est essentiellement irrigué par le système carotidien, alors que chez ces derniers — même fossiles — les carotides internes, affectant une disposition primitive, sont extrêmement ténues ; le sang pénètre dans le crâne par les artères vertébrales principalement. Un rapport de filiation n'est possible qu'en supposant qu'un tel mode de vascularisation a été acquis secondairement, mais il faut alors remarquer que les Lémuriformes se seraient trouvés déjà séparés des Catarhiniens au Paléocène, puisque *Notharctus*, *Adapis*, *Pronycticebus*, *Aphanolemur*, sont considérés comme de vrais Lémuriformes et que les premiers *Adapidæ* (*Pelycodus*) datent du Paléocène ; autrement dit, le phylum des Catarhiniens se serait isolé en même temps que ceux des Lémuriens, et, comme on pense généralement que celui des Platyrhiniens lui est quelque peu antérieur, l'argumentation de TATE REGAN s'avère pour le moins insuffisante.

L'anatomie cérébrale, du reste, suggère une solution toute différente. En fait, la distribution des plissements chez les Primates s'opère suivant deux éventualités principales, d'après le mode d'operculisation de l'insula et de ses annexes ; dans un premier cas, illustré par les Lémuriformes, par les Lorisiformes des genres *Loris*, *Galago* et *Perodicticus*, les *Cebidæ*, les Catarhiniens et l'Homme, la première circonvolution arquée de Leuret et le bras antérieur de la seconde disparaissent dans la profondeur ; chez *Nycticebus* et les *Atelidæ*, par suite du procédé tout à fait particulier étudié dans un précédent chapitre, le bras antérieur de la troisième circonvolution arquée s'involue à son tour ; il en résulte la formation du complexe sylvio-intrapariétal de G. Elliot-Smith (1). Dans les deux séries départagées par ce trait essentiel, c'est de part et d'autre des territoires insulaires que s'exerce l'antagonisme de développement des lobes demeurés superficiels ; nous avons suivi l'operculisation progressive des plis de passage pariéto-occipitaux de Gratiolet sur les cerveaux globuleux des *Cebidæ*, et, à l'opposé, les degrés de leur déploiement à la surface des hémisphères allongés des *Atelidæ* ; le premier de ces processus est reproduit, d'emblée poussé à l'extrême, chez les Catarhiniens, et le dernier stade du second est visible chez l'Homme (2), en raison d'un agrandissement considérable de la région pariéto-occipitale dans le sens vertical, qui permet aux plissements de s'étendre aussi librement que chez les *Atelidæ*. Dans la partie antérieure du cerveau, le sillon de Rolando apparaît toujours au même niveau, bien en avant du tiers moyen de l'hémisphère, méritant aussi peu son nom de sillon central, que l'on s'adresse à *Callithrix* ou *Perodicticus* ; l'orientation et les rapports du sillon fronto-orbitaire des Platyrhiniens, où il n'est jamais, quand il existe, qu'une petite anfractuosité radiaire s'efforçant de chevaucher le rebord sourcilier, se retrouvent sur le lobe frontal des jeunes Anthropoïdes ; enfin l'individualisation du *sulcus arcuatus* et celle du *sulcus rectus*, telle qu'on l'observe dans le genre *Cebus*, est comparable en tous points aux dispositions présentées par les Catarhiniens. Les procédés mis en œuvre dans l'extension de l'appareil circonvolutionnaire des Primates sont par conséquent en nombre assez limité, et chacun d'eux, utilisé dans des *familles différentes*, se déroule partout de la même façon ; on a donc l'impression d'un ensemble d'efforts dont certains ont avorté dans quelques groupes, tandis que, *repris par d'autres*, ils ont été poussés plus avant et ont abouti chez eux à une morphologie plus perfectionnée ; l'idée se présente de plus à l'esprit que, dans deux lignées mises en confrontation, les diverses régions du cerveau ne progressent pas nécessairement avec la même rapidité ; par rapport aux Catarhiniens, par exemple, le lobe frontal des *Atelidæ* supérieurs (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*), avec son sillon frontal supérieur rudimentaire et son absence complète de troisième circonvolution frontale, est considérablement en retard sur la région pariéto-occipitale.

L'énumération de ces faits laisse entrevoir entre les Lémuriens un déve-

(1) Voir p. 10 et suiv.
(2) Les premiers stades étant esquissés chez les Anthropoïdes.

loppement parallèle confirmé par l'orientation similaire de la scissure de Sylvius, des sillons parallèle, intrapariétal et du *sulcus rectus* chez *Perodicticus* (Lorisiforme) et *Lemur* (Lémuriforme), ainsi que par des recherches sur d'autres organes, telles que celles de Le Gros Clark (1934) sur les incisives (1) ; la même remarque est valable pour les relations des *Cebidæ* et des Catarhiniens ; en outre, entre eux, les Platyrhiniens offrent de toute évidence un parallélisme assez étroit dans la genèse de plusieurs de leurs sillons cérébraux ; c'est ainsi qu'à partir de l'anfractuosité unique qui surmonte l'excavation orbitaire, s'individualisent petit à petit, et de façon identique chez les *Cebidæ* et les *Atelidæ* inférieurs, le *sulcus arcuatus* et le *sulcus rectus* ; c'est également par le même processus que se dessine l'esquisse du sillon occipital supérieur chez *Cebus* (*Cebidæ*) et chez *Lagothrix* (*Atelidæ*) ; on observe encore cette symétrie dans les premiers stades de l'évolution du sillon fronto-orbitaire.

Sans attendre par conséquent que la Paléontologie, à qui il appartiendra en définitive de trancher la question, puisse se prononcer sur l'origine et les affinités des Platyrhiniens (2), je crois que c'est par le parallélisme qu'il faut chercher à expliquer les points de ressemblance de ces Singes avec les familles voisines ; je pense avec W. E. Le Gros Clark qu'à partir d'un stock ancestral constituant la base du tronc commun des Primates plusieurs tendances évolutives se sont immédiatement manifestées : les unes ont donné des types rapidement spécialisés, et désormais incapables de progresser davantage, les Lémuriens ; d'autres, sans s'attarder à ce premier stade, ont fourni d'abord des formes très archaïques, les *Prototarsioidea* ; c'est de ces derniers que se seraient progressivement dégagés, suivant des directions parallèles, les *Tarsioidea*, les Platyrhiniens, les Catarhiniens ; certains éléments communs à ces trois groupes ont pu :

— soit demeurer extrêmement primitifs jusqu'aux formes actuelles : c'est le cas du tube digestif chez *Tarsius* et *Saïmiri* ;

— soit évoluer de manière identique, ce qui fait comprendre qu'après s'être séparés depuis l'Éocène, Platyrhiniens et Catarhiniens possèdent encore aujourd'hui deux représentants dont l'arrangement des plissements cérébraux est pratiquement superposable : *Cebus* et *Macaca*.

Il serait capital de savoir à quel niveau du tronc commun a émergé la tige des *Tarsioidea*, celle des Platyrhiniens et celle des Catarhiniens ; nous n'en avons pour le moment aucune idée.

En ce qui concerne plus particulièrement les *Hapalidæ*, qui sont, à divers égards, des Singes d'Amérique assez atypiques, l'état primitif de leur anatomie a été maintes fois signalé. La présence d'un troisième trochanter toujours net, la possession de griffes aiguës, l'aspect des osselets de leur oreille moyenne, notamment de l'étrier, dont les branches, à partir

(1) Les Lorisiformes et les Lémuriformes auraient acquis parallèlement leurs incisives proclives car « *les caractères de la fourrure chez ces animaux ne sont en aucune façon tellement particuliers qu'ils réclament inévitablement l'élaboration d'un tel peigne dentaire.* »

(2) Les Lorisiformes éteints sont encore pratiquement inconnus, et les Platyrhiniens fossiles que l'on connaît (notamment *Homunculus*) sont déjà très proches des spécimens actuels.

de la tête, demeurent fusionnées sur une portion de leur trajet, suffisent à les rendre les plus archaïques des Singes. Plusieurs auteurs, dont Wood Jones, leur ont trouvé d'étroites affinités avec les *Tarsiidæ*, et il est certain que la disposition de la ceinture scapulaire (avec allongement de l'omoplate de dedans en dehors), la conformation des os du carpe (comparativement aux Lémuriens, développement du semi-lunaire et du grand os, contrastant avec une réduction de l'os crochu), la simplicité du tractus digestif, plaident en faveur de cette parenté ; la morphologie de leur cerveau, cependant, indique un degré d'organisation plus élevé ; dépourvus de plissements en raison de leur taille minime — ce sont les plus petits d'entre les Singes — les *Hapalidæ* n'en ont pas moins, si on les compare à *Tarsius*, une scissure de Sylvius plus développée, parfois soulignée par un sillon parallèle, et surmontée, à titre exceptionnel, d'un petit sillon intrapariétal ; la région occipitale de l'hémisphère recouvre complètement le cervelet ; le rhinencéphale s'est remarquablement atrophié, l'involution étant surtout évidente à hauteur du bulbe olfactif et de la région de l'*uncus* de l'hippocampe ; enfin, surmontant la pédoncule olfactif, l'excavation orbitaire commence à se former à la face inférieure du lobe frontal. Il faut donc voir dans les *Hapalidæ* un groupe de Singes ayant conservé des propriétés très primitives les apparentant principalement aux *Tarsiidæ*, mais dominant les Primates inférieurs par leur cerveau, et s'en écartant à la fois par des éléments acquis à la suite d'une évolution régressive, telle leur formule dentaire. Ils seraient un rameau aberrant abandonné à sa base par la tige platyrhinienne, opinion qui rejoint celle de Le Gros Clark.

Par leur comportement entre eux et envers les familles voisines, les Platyrhiniens s'inscriraient donc tout naturellement dans un plan de développement des Primates basé sur la notion de parallélisme, plan que leurs caractères cérébraux contribuent à rendre singulièrement vraisemblable.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les Platyrhiniens peuvent se répartir, par la simple observation, en deux grands phylums principaux, suivant que leur cerveau possède, ou non, le complexe sylvio-intrapariétal de G. Elliot-Smith ; l'un de ces phylums contient des cerveaux globuleux, l'autre des cerveaux assez allongés. Ainsi se trouvent immédiatement séparés les *Cebidæ* et les *Atelidæ*. Quant aux *Hapalidæ*, ils constituent un petit groupe à part.

LOBE FRONTAL

I. — Le lobule orbitaire.

1° Le *sulcus rectus*. — Le cerveau des Platyrhiniens, aussi bien chez les *Cebidæ* que chez les *Atelidæ*, permet de suivre les degrés de la séparation

du *sulcus rectus* d'avec le *sulcus arcuatus* ; l'opinion d'après laquelle le *sulcus rectus* des Singes se réduirait au *sulcus principalis* est confirmée.

2° Le *sulcus arcuatus* et le sillon fronto-orbitaire. — La branche verticale du *sulcus arcuatus* et le sillon fronto-orbitaire doivent être considérés comme correspondant respectivement à la partie supérieure et à la partie inférieure de la *præsylvia* des non-Primates. Cette scissure, chez les Primates, est obligée de se scinder par suite de la constitution du rebord sourcilier, surmontant l'excavation orbitaire. Les théories de C. U. Ariens Kappers et de R. Anthony et A. S. de Santa Maria relatives aux homologies de la *præsylvia* sont donc exactes dans ce qu'elles affirment, mais incomplètes l'une et l'autre.

II. — L'insula et ses annexes.

1. — *Les opercules.*

a. L'opercule du *gyrus reuniens* est toujours incomplètement représenté ; le sillon suivant lequel il se réfléchit montre, notamment chez *Brachyurus*, *Cebus*, *Lagothrix*, *Ateles*, que le *sulcus brevis anterior* naît de la *pars posterior* du *sulcus transversus gyri reunientis*, qui continue vers l'avant le circulaire supérieur de Reil.

b. L'opercule fronto-pariétal est nul chez les *Hapalidæ*. Déjà net chez *Aotus* et *Callithrix*, il déprime, à mesure qu'il s'amplifie, la scissure de Sylvius (*Alouatta*, *Saïmiri*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus*) jusqu'à déterminer parfois un angle sylvien voisin de 90° (*Ateles*).

c. L'opercule holopériphérique est constamment très réduit.

2. — *Les territoires operculisés.*

Le présent travail me paraît mettre en évidence les homologies suivantes :

a. *Sylvia vera* de Holl, ou *pseudosylvia* : elle correspond au sillon longitudinal ; c'est l'opinion de Holl, adoptée en 1935 par R. Anthony, puis en 1940 par Mlle Friant ;

b. Homologies de la *suprasylvia*. Cette scissure répond :

α. Par sa branche postérieure, à la partie antéro-inférieure du sillon parallèle ;

β. Par sa branche antérieure, au sillon circulaire supérieur de Reil, jusqu'au niveau où ce dernier se prolonge par le *sulcus transversus gyri reunientis*.

Les deux bras se raccordent par l'intermédiaire du sillon temporo-pariétal n° 1 (R. Anthony et A. S. de Santa Maria) ; l'homologie semble indiscutable après examen des *Atelidæ*. Le territoire temporo-pariétal se forme chez les *Cebidæ* aux dépens du *gyrus arcuatus* n° 3 de Leuret ; dans le groupe des *Atelidæ*, on observe le même phénomène, mais de plus, fait

unique chez les Singes, le bras antérieur de ce même *gyrus* s'annule, l'intrapariétal continuant désormais la direction de la scissure de Sylvius.

c. Homologies de l'*ectosylvia* :

α. Branche postérieure : Le bras postérieur du *gyrus arcuatus* nº 1, ne subissant aucune operculisation chez les Primates, est l'homologue de la circonvolution temporale supérieure ; par voie de conséquence, la branche postérieure de l'*ectosylvia* doit être assimilée au circulaire postérieur de Reil ;

β. Branche antérieure : L'involution du bras antérieur du *gyrus arcuatus* nº 3 chez les *Atelidæ* est due à ce que la pression frontale s'y exerce sur toute la hauteur de l'hémisphère ; l'opercule fronto-pariétal a ainsi recouvert le bras antérieur de la troisième circonvolution arquée, comme il avait recouvert le bras antérieur de la seconde ; il n'y a entre les deux phénomènes qu'une différence de degré dans la poussée frontale ; or la branche antérieure de l'intrapariétal venant se confondre avec le *transversus anterior gyri suprasylviani* dans le premier cas, j'en conclus par analogie que dans le second la branche antérieure de la *suprasylvia* est venue se confondre avec la branche antérieure de l'*ectosylvia*.

Cette opinion corrobore l'hypothèse que l'on pourrait émettre après interprétation des types présentant uniquement l'operculisation du *gyrus arcuatus* nº 1 (l'Ours par exemple) et où l'*ectosylvia* devient une scissure fondamentale, tandis que la branche antérieure de la *suprasylvia*, se dégageant nécessairement de ses connexions profondes, s'amoindrit notablement ; on pouvait donc penser *a priori* que, chez les Primates, la branche antérieure de l'*ectosylvia*, désormais fixée par ses rapports avec les noyaux gris, n'allait pas brusquement disparaître.

***

Sur l'insula elle-même, on doit discerner :

L'insula antérieure, correspondant au *gyrus reuniens* des non-Primates et comprenant d'avant en arrière :

a. L'*insula anterior* de Marchand, s'étendant du fronto-orbitaire au *brevis anterior* ;

b. L'insula moyenne de Holl, dont il n'est pas encore possible, chez les Platyrhiniens, de retrouver la limite postérieure ou sillon central.

L'insula postérieure, répondant au *gyrus arcuatus* nº 1 de Leuret et allant du central au circulaire postérieur de Reil.

Par une autre voie, M. Holl parvenait finalement aux mêmes résultats dans sa première théorie.

***

Le lobe frontal n'accomplit en définitive, chez les Singes du Nouveau Monde, qu'un premier temps du développement qu'il doit acquérir chez les Primates ; ce premier temps est caractérisé par une forte extension de ce

lobe dans le sens antéro-postérieur, surtout dans ses parties toute supérieure et toute inférieure, se traduisant par :

1. Le recul du sillon central et sa forme de plus en plus convexe vers l'avant ;

2. La formation d'expansions ou opercules, recouvrant une grande partie du lobe de l'insula et de ses annexes et déprimant la scissure de Sylvius en entraînant éventuellement, dans l'angle sylvien, l'extrémité inférieure du sillon central et la partie postérieure de la branche horizontale du *sulcus arcuatus* ;

3. Le recul considérable de la *præsylvia* et sa segmentation pour donner la branche verticale de l'*arcuatus* et le sillon fronto-orbitaire.

Dans un second temps, c'est surtout dans le sens vertical et dans le sens transversal que s'étendra le lobe frontal des Anthropoïdes et, mieux, de l'Homme ; le sillon frontal supérieur ainsi que les précentraux atteindront leur développement définitif ; le sillon frontal inférieur et la circonvolution de Broca apparaîtront, et l'insula antérieure de Marchand sera recouverte par un opercule orbitaire enfin constitué et un opercule du *gyrus reuniens* complété.

RÉGION PARIÉTO-OCCIPITALE

I. — Complexe calcarin.

L'étude des deux grandes séries platyrhiniennes montre que sa morphologie dépend étroitement d'un phénomène extrêmement important : la rotation du lobe occipital ; sous cette influence, tout se passe comme si le complexe calcarin, conservant, des Lémuriens aux Singes, des rapports étroits avec le prolongement occipital du ventricule latéral, basculait comme lui autour de son tiers moyen dans le plan sagittal, son extrémité antérieure se relevant vers la *fissura hippocampi*, pendant que son extrémité postérieure se déplace en sens inverse. A ce mouvement vient s'ajouter l'action répulsive des plis de passage de Gratiolet et, chez les *Atelidæ*, celle du *cuneus*, énormément développé.

II. — Complexe pariéto-occipital proprement dit.

1. — Évolution des plis de passage pariéto-occipitaux externes de Gratiolet.

La richesse des formes platyrhiniennes permet de reconnaître à ces plis trois phases évolutives :

a. Leur apparition, suivant deux modes légèrement différents chez les *Cebidæ* (*Pithecia monacha* H.) et les *Atelidæ* (*Saïmiri cassiquiarensis* H.). mais présentant en commun une tendance déjà nette du premier pli à disparaître entre les deux lèvres de l'incisure pariéto-occipitale.

b. Leur operculisation sous la lèvre postérieure du *sulcus lunatus*, consi-

dérablement hypertrophiée ; l'étude de *Pithecia monacha* H., jeune et adulte, *Brachyurus rubicundus* Is. Geoff. et Dev., *Cebus capucinus* L., *Cebus fatuellus* L. et *Cebus apella* L., permet de suivre les progrès du phénomène et de constater qu'au terme de l'operculisation le premier pli n'existe plus qu'à l'état de vestige, tandis que le second est complètement recouvert.

Chez les Catarhiniens, seul le stade habituellement rencontré chez *Cebus apella* L. est représenté (genre *Macaca*).

c. Leur émersion chez les *Atelidæ* ; elle s'accomplit d'une manière tout à fait particulière en regard de ce qu'elle est chez les Anthropoïdes et l'Homme ; son caractère essentiel réside dans un déplacement vers l'avant du premier pli externe, la cause de ce déplacement devant être recherchée à la face interne de l'hémisphère et attribuée, en dernier ressort, au développement du *cuneus*.

2. — *Plis de passage pariéto-occipitaux internes.*

Symétriques des précédents par rapport à l'incisure pariéto-occipitale, ils exercent sur leur évolution une influence certaine en raison de leur précocité; cette dernière est due à la présence, au-dessous d'eux, de la fosse striée, zone aisément dépressible. Repoussant vers le bas le tiers moyen de la scissure rétrocalcarine (*Saïmiri*, *Pithecia*, *Brachyurus*, *Cebus*), ils tendent à s'enfoncer dans la profondeur de l'incisure pariéto-occipitale. Ils peuvent même y disparaître complètement, chez *Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles* où, de plus, ils sont brusquement déportés vers l'avant par suite de l'extension considérable du *cuneus* ; le premier pli de passage externe est également entraîné dans ce mouvement et franchit le sommet du pli courbe pour venir émerger le plus souvent en avant de lui ; ce décalage du premier pli externe au cours de son émersion retentit sur les plissements adjacents, et ainsi s'explique, à mon avis, la topographie reconnue si spéciale de la région pariéto-occipitale chez les *Atelidæ*. Les aspects dits « atéloïdes » de certains cerveaux humains ne se rapprochent en fait de ceux de l'*Ateles* que par un déploiement semblable du lobe occipital, ce mouvement se produisant cependant, chez l'Homme, surtout de haut en bas, alors qu'il s'effectue principalement d'avant en arrière chez l'*Ateles*.

***

Ces considérations permettent :

a. de reviser la classification des opercules occipitaux pour les répartir en opercules incomplets (*Pithecia* adulte, *Brachyurus*, *Cebus hypoleucus* H., *Cebus capucinus* L., parfois *Cebus apella* L.), opercules complets (souvent *Cebus apella* L.) et opercules réduits (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) ;

b. de penser que les plis de passage pariéto-occipitaux externes occasionnent la formation :

— du *sulcus lunatus*, sillon compensateur du second pli dès sa formation (*Chrysothrix*) ;

— du « sillon B » de KUKENTHAL et ZIEHEN, sillon compensateur du second pli (*Chrysothrix*, *Cebus capucinus* L.) ou du premier (*Lagothrix*, *Eriodes*, *Ateles*) ;

— du sillon occipital supérieur, tout au moins de sa branche supérieure, car ce sillon résulte de la mise en œuvre de deux processus contraires : l'émersion des plis de passage et la résistance qu'oppose le cervelet à ce mouvement ;

c. d'admettre que les plis de passage internes dépriment la scissure retrocalcarine dans son tiers moyen jusqu'au stade *Cebus*, puis, chez les *Atelidæ*, renforcent l'action de l'énorme *cuneus*, la rétro-calcarine se trouvant alors refoulée de haut en bas sur toute sa longueur ;

d. de comprendre ainsi les premières répercussions superficielles de l'évolution des plis de passage pariéto-occipitaux.

III. — RAPPORTS PROFONDS DU COMPLEXE CALCARIN ET DU COMPLEXE PARIÉTO-OCCIPITAL PROPREMENT DIT.

Orientés perpendiculairement l'un par rapport à l'autre et placés à la limite des lobes pariétal et occipital, ces deux complexes s'affrontent dans la mise en œuvre de l'antagonisme pariéto-occipital et se modèlent l'un sur l'autre au niveau du versant inférieur de la scissure rétrocalcarine. L'interprétation du modelé de ce versant met en évidence le rôle essentiel du second pli de passage externe, qui, en évoluant vers la profondeur sous l'effet de la poussée pariétale, creuse progressivement la fente operculaire ; il conditionne ainsi le développement et l'orientation de l'opercule.

RÉGION TEMPORO-OCCIPITALE

La constitution du sillon occipital inférieur est un résultat éloigné de la poussée pariétale à laquelle s'oppose la présence du cervelet ; la même genèse est applicable à la petite anfractuosité qui l'accompagne souvent et que j'appelle sillon occipital inférieur accessoire.

Les sillons collatéral et temporo-occipital s'individualisent à partir d'une ébauche commune, souvent présente chez les *Hapalidæ*.

Envisagée dans son ensemble, la région temporo-occipitale subit avec le lobe occipital, dans la série des Primates, une rotation importante autour de l'encoche pétreuse ; celle-ci est éventuellement surmontée (*Alouatta*, *Pithecia*, *Lagothrix*) d'une petite incisure, branche collatérale du sillon occipito-temporal, qui trace alors la limite géométrique entre les lobes temporal et occipital.

RHINENCÉPHALE

La régression du rhinencéphale ne présente rien de particulier chez les Platyrhiniens ; toutefois, les faits que j'ai rassemblés éclairent le problème de l'enroulement de l'*uncus* de l'hippocampe ; ce phénomène résulte de la combinaison de deux forces :

— l'une appliquée de haut en bas et d'arrière en avant, schématisant l'extension du lobe temporal ;

— l'autre dirigée en sens inverse et représentant l'opposition du *fornix*, formation fibreuse, à ce mouvement.

L'apparition d'indentations transversales sur la portion rétro-commissurale du *gyrus dentatus* est une conséquence de l'enroulement de l'*uncus*.

Classification et origine des Platyrhiniens.

La famille des *Cebidæ* groupe les sous-familles des *Callithricidæ* (g. *Callithrix*), des *Pithecinæ* (g. *Pithecia* et g. *Brachyurus*) et des *Cebidæ* (g. *Cebus*) ; celle des *Atelidæ* comprend les sous-familles des *Aotinæ* (g. *Aotus*), des *Alouattinæ* (g. *Alouatta*) et des *Atelinæ* (g. *Lagothrix*, g. *Eriodes* et g. *Ateles*). Enfin la famille des *Hapalidæ* contient les genres *Hapale*, *Leontocebus*, *Mystax*, *Œdipomidas*.

Je ne pense pas que les Platyrhiniens puissent dériver des Lorisiformes, malgré l'argumentation de Tate Regan ; la morphologie externe de leur cerveau plaide en faveur d'un parallélisme avec les Lémuriens (Lorisiformes et Lémuriformes) et les Singes catarhiniens. Il est fort probable que les Primates ont évolué parallèlement à partir d'un stock ancestral commun, comme le pense W. E. Le Gros Clark. Les *Hapalidæ* seraient un rameau aberrant fourni par la tige platyrhinienne assez près de son origine.

TABLE DES ABRÉVIATIONS

A

a., *sulcus arcuatus.*

B

« B », sillon B de Kukenthal et Ziehen.
b. a., *sulcus brevis anterior.*
b. d., bandelette diagonale de Broca.
b. G., bandelette de Giacomini.
b. p., *sulcus brevis posterior.*

C

C., *cuneus.*
c., sillon collatéral.
ca., scissure calcarine vraie.
C. C., corps calleux.
cl., *claustrum.*
c. m., sillon calloso-marginal.
c. o., chiasma optique.
c. p. R., sillon circulaire postérieur de Reil.
c. s., S., complexe sylvien = scissure de Sylvius.
c. s. R., sillon circulaire supérieur de Reil.

E

E., *ectosylvia.*

F

F., fornix.
f. f. d., *fissura fimbrio-dentata.*
f. h., *fissura hippocampi.*
f. o., sillon fronto-orbitaire.
F. S., fosse striée.

G

g. a., *gyrus ambiens.*
g. d., *gyrus dentatus.*
G. H., *gyri* de Heschl.
g. i., *gyrus intralimbicus.*
g. l., *gyrus lunaris.*

H

H., hippocampe + *gyrus dentatus.*
h. i., hippocampe inverti.

I

I., insula.
i., sillon intrapariétal.
i. p. o., incisure pariéto-occipitale.

L

l., *sulcus lunatus.*
l. i., *limen insulæ.*
l. i. a. s., *sulcus limitans inferior areæ striatæ.*
l., sillon longitudinal de l'insula.
l. p., lobe piriforme.

O

o., sillon orbitaire.
o. i., sillon occipital inférieur.
o. s., sillon occipital supérieur.
o. p., fente operculaire.
o. t., sillon occipito-temporal.

P

P., *præsylvia.*
p., sillon parallèle = sillon temporal supérieur = *t.*
p. c., *scissure paracalcarine.*
p. c. i., sillon précentral inférieur.
p. c. s., sillon précentral supérieur.
p. o. p., *sulcus parolfactorius posterior.*
p. s., *psalterium.*

R

r., *sulcus rectus.*
R., sillon central ou de Rolando.
r. c., scissure rétrocalcarine.
r. a., scissure rhinale antérieure.
r. i., sillon rostral interne.
r. p., scissure rhinale postérieure.

S

S., *suprasylvia.*
S., *c. s.*, complexe sylvien = scissure de Sylvius.
s. o. e., strie olfactive externe.
s. o. i., strie olfactive interne.

T

t., sillon temporal supérieur = sillon parallèle = *p.*
t. o., tubercule olfactif.
t. 2, sillon temporal moyen.
t. p. 1, sillon temporo-pariétal n° 1.
t. p. 2, sillon temporo-pariétal n° 2.

+, pli néobasal.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Anthony (R.). 1917. La morphologie du cerveau chez les Singes et chez l'Homme (*Rev. Anthr.*, 65 p., 55 fig.).

— 1918. Le développement du cerveau chez les Singes. Première partie : Préliminaires et Anthropoïdes (*Ann. des Sc. Nat., Zool.*, t. X, 1, p. 1-118, 69 fig., 8 pl.).

— 1928. Anatomie comparée du cerveau (*Cours d'Anatomie Comparée du Muséum*, 359 p., 234 fig., Paris, Doin, édit.).

— 1935. Étude du cerveau d'un savant biologiste et médecin (*Schweiz Arch. f. Neurol. und Psychiat.*, 1, 5 fig).

Anthony (R.) et Santa Maria (A. S. de). 1911. Évolution du *Gyrus reuniens* chez les Primates (*C. R. Acad. Sc.*, *153*, p. 1250-1253).

— 1912 *a*. Essai d'un nouveau plan descriptif du cerveau de l'Homme et des Singes, basé sur l'évolution morphologique du pallium dans la série des Mammifères (*Rev. Sc.*, *50*, p. 238-241, 4 fig.).

— 1912 *b*. Le territoire central du néopallium chez les Primates. I. Considérations sur la signification morphologique générale et l'operculisation de l'insula antérieure chez les Anthropoïdes et chez l'Homme (*Rev. Anthr.*, p. 141-155, 6 fig.).

— 1912 *c*. Le territoire central du néopallium chez les Primates. II. Le circulaire supérieur de Reil et la suprasylvia chez les Lémuriens, les Singes et l'Homme (*Rev. Anthr.*, p. 275-90, 7 fig.).

— 1912 *d*. Le territoire périphérique du néopallium chez les Primates. Le système operculaire supérieur du complexe sylvien chez les Lémuriens, les Singes et l'Homme (*Bull. Mém. Soc. Anthr. Paris*, p. 293-317, 14 fig.).

Ariens Kappers (C. U.). 1913 *a*. Cerebral localization and the significance of sulci (*XVIIth. International Congress of Medicine, London*, sect. I, p. 273-392, 9 fig.).

— 1913 *b*. La signification des fissures du cerveau en général et leur rapport avec les localisations cérébrales intrinsèques dans la région insulaire et dans le lobe frontal (*Le Névraxe*, t. XIV, p. 217-247, 7 fig.).

— 1929. The evolution of the nervous system in Invertebrates Vertebrates and Man, 335 p., 146 fig., Haarlem.

— 1941. Introduction note on the phylogenetic and ontogenetic development of the cortex cerebri (*Proc. Neurol. Akad. Wet.*, *445*, p. 521-528, 5 fig.).

Ariens Kappers (C. U.), Huber (G. C.) et Crosby (E. C.). 1936. The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates (The Macmillan Co., New-York).

Arbour (J.). 1932. Concerning *Ateles grisescens* (*J. Mammal.*, *13*, p. 367-368).

Beattie (J.). 1927. The anatomy of the common Marmoset (*Hapale jacchus* Kühl, (*Proc. Zool. Soc. London*, t. II, p. 593-718, 39 fig., 2 pl.).

Bierens de Haan (J. A.). 1931. Werkzenggebranch und Werkzeugherstellung bei einen niederen Affen (*Cebus hypoleucus* H.) (*Z. vergl. Physiol. Berlin*, *13*, p. 639-695, 9 fig.).

Bluntschli (H.). 1931. *Homunculus patagonicus* und die ihm zugereihten Fossilfunde aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens (*Morph. Jahrb.*, *67*, p. 811-892, 47 fig.).

Bonin (G. von). 1938. The cerebral cortex of the Cebus monkey. (*J. Comp. Neurol. Philad.*, *68*, 181-227, 11 fig.).

Broca (P.). 1878. Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales (*Rev. d'Anthr.*, 2e série, t. I, p. 385-498, 36 fig.).

Brodmann. 1912. Neue Ergebnisse über die vergleichende histologische Lokalisation du Grosshirnrinde mit besonderer Berücksichtigung des Stirhirns (*Verh. Anat. Gesellsch.*, 21-24 avril 1912, p. 157-216, 52 fig.).

Broek (A. J. P. van den). 1905. Eukele anatomische Kenmerken von *Ateles* in versant mit de anatomie der overige *Platyrrhinæ*. Emzelne anatomische Merkmalen von *Ateles* in Versindung mit der Anatomie der ubrigen *Platyrrhinæ* (*J. Handl. Ned. Nat. Genusk. Congres*, *10*, p. 240-250).

— 1908. Ueber anatomische Markmale von *Ateles*, in Zusammenhang mit der Anatomie der Platyrrhinen (*Anat. Anz.*, t. XXXIII, 4 et 5, p. 111-124).

Carter (J. Thornton). 1922. On the structure of the enamel in the Primates (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 599-608).

Chudzinski (Th.). Sur les plis cérébraux des Lémuriens en général et du Loris grêle en particulier (*Bull. Soc. Anthr.*, 1895, p. 453-464).

Clark (W. E. Le Gros). 1934. *Early forerunners of Man. Londres*, 296 p., 89 fig.

— 1941. The lateral geniculate body in the Platyrrhine Monkey (*J. Anat.*, *76*, p. 131-140, 6 fig.).

Connolly (C. J.). 1936. The fissural pattern of the Primates (*Ann. J. Phys. Anthr.*, *21*, p. 301-422, 67 fig.).

Cunningham (D. J.). 1892. Contribution to the surface anatomy of the cerebral hemispheres (*Roy. Ir. Acad. Sc.*, Cunningham Mémoirs, nº 7, 358 p., 71 fig., 8 pl. h. t.).

Elliot (D. G.). 1912. A Review of the Primates (*Lemuroidea and Anthropoidea*, New-York, vol. I, 317 p., 32 pl. h. t.).

Elliot-Smith (G.). 1902. Catalogue of Museum of the Royal College of Surgeons (*Physiological Series*, t. II, 518 p., 253 fig.).

— 1903. On the Morphology of the Brain in the Mammalia, with special reference to that of Lemurs, recent and extinct (*Trans. Linn. Soc. London*, 2e série, t. VIII, p. 10).

— 1904. Studies in the Morphology of the Human brain ; nº 1, the occipital region (*Rec. Egypt. Gov. School of Med.*, t. II, p. 125-170, 47 fig.).

— 1939. The classification of the Primates (*Nature*, t. CXXV, p. 270-271).

Flatau (E.) et Jacobsohn (L.). 1899. Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere (S. Kayer, Berlin).

Fraipont (C.). 1931. L'évolution cérébrale des Primates et en particulier des Hominiens (*Arch. Inst. Paléont. Hum. Paris*, *8*, p. 1-86, 112 fig., 4 pl.).

Friant (M.). 1940. Nouvelle interprétation de la morphologie de l'insula humaine. Conclusion d'un ensemble de recherches sur le territoire néopalléal operculisé des Mammifères et en particulier des Primates (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2e série, t. XII, *6*, p. 195-223, 24 fig.).

Gratiolet (P.). 1854. Mémoire sur les plis cérébraux de l'Homme et des Primates, 101 p., atlas (Bertrand, édit., Paris).

Hallerstein (V. Haller v.). 1934. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Berlin).

Hatschek (R.). 1908. Beitrag zur Frage der Menschenähnlichkeit des *Ateles* gehirns (*Anat. Anz.*, *32*, p. 389-394).

Hervé (G.). 1888. La circonvolution de Broca (*Thèse de Paris*, 166 p., 10 fig., 4 pl. h. t.).

Hill (W. C. O.). 1936. The affinities of the Lorisoidea (*Ceylan J. Sc.*, t. XIX, p. 287-314).

Holl (M.). 1899. Ueber die Insel des Carnivorengehirns (*Arch. Anat. Physiol. Anatomische Abt.*, p. 217-266, Pl. XI-XIII).

— 1902. Ueber die Insel des Menschen-und Anthropoidengehirnes (*Arch. Anat. Physiol. Anatomische Abt.*, p. 1-44, Pl. I-II).

— 1909. Ueber bisher unbekannte Bildungen im hintersten Inselgebiet des Menschen- und Affenhirns (*Sitz. Akad. Wiss. Wien.*, *Mathem. Naturw. Klasse*, t. CXVIII, p. 129-178, 4 pl.).

— 1909. Die Entwicklung der Bogenwindung an der hinteren Insel des Menschen-und Affenhirns (*Sitz. Akad. Wiss. Wien.*, t. CXVIII, p. 265-371, 2 pl.).

INGALLS (N. W.). 1913. The parietal region in the Primate brain (*J. Comp. Neur.*, *24*, p. 291-341).

JAKOB (Dr Chr.), ONELLI (Cl.). 1911. Vom Tierhirn zum Menschenhirn (Munich).

— 1913. Atlas del cerebro de los Mammiferos de la Republica Argentina, 48 pl., 50 fig. (Buenos-Aires).

KOLHBRUGGE (J. H. F.). 1903. Die Variationen an den Grosshirnfurchen der Affen mit besonderer Berücksichtigung der Affenspalte (*Zeits. J. Morph. u. Anthr.*, *6*).

LANDAU (E.). 1916. Anatomie comparée du lobe occipital (*Bull. Mém. Soc. Anthr. Paris*, 6e série, *7*, 1-2, 28 p., 10 fig.).

— 1933-34. Symptomatologie des opercules de l'écorce visuelle (*Arch. Anat. Hist. Embr.*, t. XVII, p. 100 330).

LEURET et GRATIOLET (P.). 1839-1857. Anatomie comparée du système nerveux dans ses rapports avec l'intelligence (Paris).

LUBOSCH (W.). 1929. Ein merkwürdiger Fall von Affenspallenrest (*Anat. Anz.*, *67*, 22-23, p. 493-497).

PAPILLAULT (G.). 1903. Les sillons du lobe frontal et leurs homologies (*Rev. de l'Éc. d'Anthr. Paris*, t. VI, p. 176-201, 60 fig.).

PETRONIEVICS (B.). 1932. Aperçu historique sur les homologies de l'insula des Mammifères (*Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, 6e série, t. VIII, p. 1-59, 45 fig.).

RETZIUS (G.). 1906. *Das Affenhirn*, 67 pl., Stockholm, Iéna.

SERA (G. L.). 1938. Alcuni caratteri anatomici delle Platirrine ed il recente abbandono da parte dell' abitato acquatico (*Arch. Zool. Torino*, *25*, p. 201-218, 6 fig.).

TATE REGAN (C.). 1930. The Classification of the Primates (*Nature*, t. CXXV, p. 125-126).

WEBER (M.). 1928. Die Saügetiere.

WINGE (H.). 1941. The interrelationships of the Mammalian genera (II, *Rodentia Carnivora*, *Primates*, 376 p., Copenhague).

WOOD JONES (F.). 1929. Man's place among the Mammals.

WOOLLARD (H. H.). 1925. The Anatomy of *Tartius spectrum* (*Proc. Zool. Soc. London*, t. II, p. 1071-1184, 53 fig.).

WOOLLARD (H. H.) et BEATTIE (J.). 1927. The Comparative Anatomy of the lateral geniculate body (*J. Anat.*, t. LXI, p. 422-450).

ZUCKERKANDL (E.). 1905. Zur Morphologie des Affengehirns. Das Gehirn der Cebiden (*Z. Morph. Stuttgart*, *8*, p. 100-122).

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 1

Matériel utilisé 6

Première partie. — ANATOMIE DESCRIPTIVE 7

Néopallium 8
Insula 44
Rhinencéphale 48

Deuxième partie. — INTERPRÉTATION 58

I. — Lobe frontal 59

A. — Lobule orbitaire et *præsylvia* 59
B. — Insula et ses annexes 73

II. — Région pariéto-temporo-occipitale 91

A. — Région pariéto-occipitale 91
B. — Région temporo-occipitale 11

Rhinencéphale 122

Remarques relatives à l'ensemble de l'hémisphère 128
Remarques relatives à la classification et à l'origine des Singes Platyrhiniens 131

Résumé et conclusions générales 138
Table des abréviations 145
Index bibliographique 147

ISOPODES TERRESTRES RÉCOLTÉS PAR M. LE PROFESSEUR P. REMY AU COURS DE SES VOYAGES DANS LES RÉGIONS BALKANIQUES

Par A. VANDEL (Toulouse)

M. le professeur P. Remy a parcouru, à trois reprises, les régions balkaniques, en vue d'y récolter du matériel zoologique. En 1930, il a visité l'ancien Sandjak de Novi-Bazar et la Macédoine (régions de Veles et d'Ochrid). En 1933, il a parcouru, en compagnie de M. Roger Husson, à nouveau l'ancien Sandjak de Novi-Bazar (environs de Plevlje et le Pester), la Macédoine yougoslave (région de Monastir), la Macédoine grecque, la Thessalie et l'Attique. En 1936, accompagné de M. A. Schweitzer, il a exploré la Bosnie, l'Herzégovine et le Sud de la Dalmatie. M. le professeur Remy a fait particulièrement porter son attention sur la faune cavernicole de ces régions.

Les récoltes isopodiques de son premier voyage ont été étudiées par K. W. Verhoeff (49. 1933, p. 62-63). M. le professeur Remy a bien voulu me confier l'examen des collections d'Isopodes terrestres qu'il a rassemblées au cours de ses deux derniers voyages.

La faune isopodique balkanique est déjà bien connue, grâce aux recherches de nombreux isopodologues : A. Dollfus, K. W. Verhœff, H. Strouhal, Z. Frankenberger. Néanmoins, les récoltes de M. le professeur Remy ont contribué à augmenter et à préciser nos connaissances sur la faune isopodique des Balkans, l'une des plus riches et des plus variées de l'Europe.

Les nombreuses données que nous possédons aujourd'hui sur les Isopodes du Sud-Est de l'Europe nous permettent de porter un jugement motivé sur les caractères de la faune balkanique et les origines diverses de ses éléments constituants. Ce sera l'objet de notre dernier paragraphe que d'établir le bilan de nos connaissances biogéographiques relatives à la faune isopodique de cette partie de l'Europe.

PARTIE SYSTÉMATIQUE

FAMILLE DES *LIGIIDÆ* Brandt 1833.

Ligidium hypnorum (Cuvier, 1792).

Station. — Skaljari, dans la banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). 3. IX. 1936 : 2 ♀.

Cette station est intéressante, en ce sens qu'elle représente le point le plus méridional atteint par cette espèce. Verhoeff (18.1917, p. 355 ; 49.1933, p. 63 ; 58.1936 *b*, p. 24) la signale en Bosnie et dans le Sandjak de Novi-Bazar, mais non en Herzégowine, où elle est remplacée par *L. germanicum herzegowinense* Verh. Si Cattaro représente la limite méridionale de l'espèce, elle n'en marque pas la limite orientale, car *L. hypnorum* atteint la Bessarabie, où elle ne semble point rare (Demianowicz, 1934, p. 67).

FAMILLE DES *MESONISCIDÆ* Verhoeff 1908 (1930).

Mesoniscus alpicola (Heller, 1857).

Subsp. *graniger* Frivaldsky 1865.

Station. — Pecina na Golubinje Kod Plevalja (= Gradina pecina), près du sommet du Golubinje, près de Plevlje ; opstina d'Otilovici ; srez de Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Alt. 1 040 mètres. 20. VII. 1933 : 1 ♂.

La sous-espèce *graniger* Friv. (qui se confond probablement avec *prenjanus* Verh. 1901 et *triangulifer* Verh. 1930) est une forme orientale qui se rencontre sous les pierres profondément enfoncées et dans les grottes de la Slovaquie, des Carpathes, du Bihar, des Alpes de Transylvanie, de Bosnie et d'Herzégovine. A ces régions, il convient d'ajouter maintenant le Sandjak de Novi-Bazar.

FAMILLE DES *TRICHONISCIDÆ* Sars 1899.

Sous-famille des *Trichoniscinæ* Verhoeff 1908.

J'ai proposé, dans d'autres travaux (Vandel, 1945 *a* et *b*), de diviser les *Trichoniscinæ* en trois tribus. La première tribu, qui renferme des formes

à répartition essentiellement occidentale et atlantique (*Trichoniscoïdes*, *Metatrichoniscoïdes*, *Scotoniscus*), n'existe pas dans les Balkans. La seconde tribu est représentée dans les collections de M. le professeur Remy par les genres *Alpioniscus*, *Titanethes* et *Hyloniscus*. Le grand genre *Androniscus* est essentiellement alpin et fait défaut dans les Balkans ; sa limite orientale est marquée par la Croatie (monts Velebit). La troisième tribu est représentée par le genre *Trichoniscus* ; le genre *Miktoniscus*, essentiellement atlantique, manque dans les Balkans.

Le genre « Alpioniscus » Racovitza 1908.

Synonymie. — Il convient d'éclaircir tout d'abord les rapports des cinq genres suivants : *Alpioniscus* Racovitza 1908 ; *Megatrichoniscus* Brian 1921 ; *Illyrionethes* Verhoeff 1927 ; *Hellenonethes* Frankenberger 1939 et *Brianiscus* Verhoeff 1940.

1° La question de *Megatrichoniscus* est facile à régler. Ce genre a été établi par Brian, en 1921, pour *feneriensis* Parona. Or, *feneriensis* est synonyme d'*Alpioniscus dispersus* Racovitza, ainsi qu'il résulte des travaux de Brian (1926, p. 174), de Kesselyak (1930 *b*, p. 245) et de Verhoeff (64.1940, p. 80), et de l'examen que j'ai pu faire d'exemplaires de cette espèce provenant de grottes des Alpes-Maritimes. Nous pouvons donc établir que *Megatrichoniscus* Brian est synonyme d'*Alpioniscus* Racovitza.

2° Frankenberger (1939) a établi un genre nouveau, *Hellenonethes*, pour une espèce, *vejdovskyi* Frankenberger, qui est abondamment représentée dans les collections de M. le professeur Remy, et que nous étudierons plus loin.

C'est à tort que Frankenberger rapproche *Hellenonethes* de *Titanethes*. Il en diffère par : 1° l'endopodite du pléopode 1 mâle qui se prolonge en un fouet cilié (caractère primitif), alors que celui de *Titanethes* se termine par un bâtonnet copulateur (caractère évolué) ; 2° par l'endopodite du pléopode 2 mâle qui est triarticulé, et non biarticulé, comme l'écrit Frankenberger (1939, p. 145) ; 3° par l'endopodite de l'uropode qui est beaucoup plus long que celui de *Titanethes* et dépasse nettement la moitié de l'exopodite.

En fait, *Hellenonethes* ne saurait être génériquement séparé d'*Alpioniscus*, dont il ne diffère que par des détails. Les caractères génériques que Frankenberger croit tirer des pièces buccales et qu'il représente sur des figures très schématiques ne sont que le résultat d'un examen insuffisant. Une observation précise établit que les caractères des pièces buccales d'*Hellenonethes* sont identiques à ceux d'*Alpioniscus*. On ne peut donc maintenir le genre *Hellenonethes*. Il se confond avec *Alpioniscus* Racovitza.

3° Verhoeff (64.1940, p. 81) a établi le genre *Brianiscus* pour une espèce cavernicole de Sardaigne, décrite tout d'abord par Budde-Lund (1909,

p. 68), sous le nom de *fragilis*, puis ultérieurement par Brian (1921), sous celui d'*alzonæ*. Je tiens les dispositions invoquées par Verhoeff pour caractériser le genre *Brianiscus* comme absolument sans valeur. A mon sens, on ne saurait séparer *fragilis* B.-L. des espèces du genre *Illyrionethes*, avec lesquelles elle présente les plus grandes affinités. *Brianiscus* doit donc disparaître.

4° Restent donc les deux genres *Alpioniscus* Racovitza et *Illyrionethes* Verhoeff. Il convient d'examiner quels sont leurs rapports. Pour Verhoeff (47.1931 *b*, p. 18 ; 51.1936 *a*, p. 100 ; 64.1940, p. 82), ce sont deux genres distincts. Pour Kesselyak (1930 *b*), ces deux termes sont synonymes. Les caractères invoqués par Verhoeff pour séparer les deux genres sont les suivants :

a. Les tergites seraient lisses chez *Illyrionethes* et granuleux chez *Alpioniscus*. Mais on connaît aujourd'hui des *Illyrionethes* granuleux : *absoloni* Strouhal, *tuberculatus* Frankenberger ;

b. Les différences invoquées par Verhoeff et se référant aux largeurs et longueurs relatives de l'exopodite et de l'endopodite de l'uropode ne paraissent présenter aucun caractère de généralité ;

c. Le crochet du meros de la septième paire de péréiopodes du mâle serait « weniger gebogen, am Ende nicht gebogen » chez *Illyrionethes*, « stärker gebogen und am Ende keulig » chez *Alpioniscus*. Cette différence n'a aucune valeur générique, car le développement du crochet est très variable suivant les espèces d'*Illyrionethes* (Frankenberger et Strouhal, 1940, p. 448) ;

d. La forme de l'exopodite du pléopode 1 mâle serait arrondie chez *Illyrionethes* et pointue chez *Alpioniscus*. En fait, chez certains *Illyrionethes* (*herzegowinensis* Verhoeff, *heroldi* Verhoeff, *magnus* Frankenberger), la forme de l'exopodite est intermédiaire entre ces deux types ;

e. Le seul caractère qui présente une valeur constante est relatif aux proportions des articles 2 et 3 de l'endopodite du pléopode 2 mâle. On peut résumer ces différences de la façon suivante :

	Alpioniscus.	*Illyrionethes.*
Article 2 de l'endopodite du pléopode 2 mâle.	Court, ne dépassant pas l'extrémité de l'exopodite.	Long, atteignant ou dépassant l'extrémité de l'exopodite.
Article 3.	Long.	Court.

Comme il s'agit là de différences quantitatives et non qualitatives et que, par ailleurs, les caractères de toutes les espèces sont très semblables, je considère qu'*Illyrionethes* doit être considéré non comme un genre distinct, mais comme un sous-genre d'*Alpioniscus*. Le genre *Alpioniscus* comprend ainsi deux sous-genres :

a. *Alpioniscus* s. str., avec deux espèces : *feneriensis* (Parona) (= *dispersus* Racovitza) et *vejdovskyi* (Frankenberger) ;

b. *Illyrionethes*, avec douze espèces : *fragilis* B.-L. (= *alzonæ* Brian), *strasseri* Verhoeff (= *enriquesi* Arcangeli), *herzegowinensis* Verhoeff,

heroldi Verhoeff, *haasi* Verhoeff, *balthasari* Frankenberger, *verhoeffi* Strouhal, *magnus* Frankenberger, *kratochvili* Frankenberger, *absoloni* Strouhal, *bosniensis* Frankenberger et *tuberculatus* Frankenberger.

Répartition géographique. — Les 14 espèces du genre *Alpioniscus* sont toutes cavernicoles. L'aire de répartition de ce genre est aujourd'hui discontinue, mais les différentes zones de répartition ont dû être autrefois réunies. Elles sont au nombre de cinq (fig. 1) :

1° La Sardaigne ; 1 espèce : *A. (Illyrionethes) fragilis* B.-L. (= *alzonæ* Brian) ;

2° Les Alpes occidentales (Alpes-Maritimes, Alpes graies et Alpes pen-

Fig. 1. — Répartition des espèces du genre *Alpioniscus*.

nines) ; 1 espèce : *A. (Alpioniscus) feneriensis* (Parona) (= *dispersus* Racovitza = *capræ* Colosi) ;

3° L'Istrie et le Karst (et, peut-être le Nord-Ouest de la Croatie) ; 1 espèce : *A. (Illyrionethes) strasseri* Verhoeff (= *enriquesi* Arcangeli) ;

4° La Dalmatie, la Bosnie et l'Herzégowine ; c'est la région qui renferme la majorité des espèces : 10 espèces appartenant toutes au sous-genre *Illyrionethes* : *herzegowinensis* Verhoeff, *heroldi* Verhoeff, *haasi* Verhoeff, *balthasari* Frankenberger, *verhoeffi* Strouhal, *magnus* Frankenberger, *kratochvili* Frankenberger, *absoloni* Strouhal, *bosniensis* Frankenberger, *tuberculatus* Frankenberger ;

5° La Macédoine grecque ; 1 espèce : *A. (Alpioniscus) vejdovskyi* (Frankenberger).

L'aire de répartition du genre *Alpioniscus* correspond à l'arc alpin tel qu'il existait au miocène. Ce genre fait complètement défaut dans le Sud de la péninsule balkanique (Égéide méridionale). Cette répartition rappelle très exactement celle des *Armadillidium* du groupe *maculatum*, que nous examinerons plus loin.

Il est curieux de constater que les deux espèces du sous-genre *Alpioniscus* occupent les deux extrémités de l'aire de répartition, alors que les espèces d'*Illyrionethes* sont propres à la Sardaigne et à la région adriatique. Il est impossible de donner aujourd'hui une explication satisfaisante de ces faits.

Système glandulaire. — On observe, chez *Alpioniscus*, comme chez la plupart des *Trichoniscidæ*, des *champs glandulaires* fort nets (fig. 2 et 3) placés sur les côtés des pléonites 4 et 5. Ces champs comprennent de 50 à 60 pores chez *feneriensis*, de 30 à 50 chez *heroldi* et de 17 à 18 chez *vejdovskyi*. Chez *heroldi*, le champ glandulaire est accompagné d'une surface d'évaporation écailleuse. Ces champs glandulaires existent, avec les mêmes caractères, dans les deux sexes.

Ces organes sont évidemment les homologues de celui que l'on a signalé sur le pléonite 4 de certaines espèces de *Titanethes* (*albus*, *biseriatus*), mais qui n'existe que chez le mâle et qui est donc devenu un caractère sexuel secondaire (Schiödte, 1849 ; Budde-Lund, 1885 ; Verhoeff, 2.1900 ; 18.1917 ; 31.1926 ; Strouhal, 1939 *a*) (1). De somatique ce caractère est devenu sexuel.

Alpioniscus (Alpioniscus) vejdovskyi (Frankenberger).

Stations. — 1° Temna pestera, un peu en amont de l'établissement thermal de D. Pozar ; nomos Pella (Macédoine grecque). — 21-22.VIII.1933 : 22 ♂, 47 ♀, dont 1 ovigère.

2° Grotte de Kalito, à 500 mètres du sommet le plus septentrional du Kalito ; kinotis Karydias (Tehovo) ; nomos Pella (Macédoine grecque). — 15.VIII.1933 : 4 ♀.

3° Pestera na Buzor, à 3 kilomètres au sud-ouest d'Agras (Vladovo) (Macédoine grecque). — 16.VIII.1933 : 6 ♂, 5 ♀, plusieurs *pulli*.

4° Spilia Paparados, près de Naousa ; nomos de Salonique (Macédoine grecque). — 25.VIII.1933 : 33 ♂, 66 ♀, dont 1 ovigère.

5° Grotte de l'Apano Skala, près de l'abattoir de Naousa ; nomos de Salonique (Macédoine grecque). — 26.VIII.1933 : 13 ♂, 12 ♀, dont 1 ovigère.

Description. — Je crois utile de redonner une description détaillée de cette espèce, l'étude de Frankenberger (1939) étant insuffisante en plusieurs points.

Longueur. — ♀, 9 × 3 mm. ; ♂, $6^{mm},5 \times 2^{mm},5$ (Frankenberger indique ♂, 6-8 mm. ; ♀, 8-11 mm.).

Coloration. — Parfaitement blanche.

Appareil oculaire. — Absent.

Caractères tégumentaires. — Au binoculaire, les tergites apparaissent nettement granuleux ; chaque tergite porte deux rangées transversales de granulations, une médiane et une postérieure. Au microscope, on constate qu'une soie-écaille s'insère au milieu de chaque tubercule ; les soies-écailles sont entourées de quelques écailles basilaires. Les téguments sont recouverts d'écailles laciniées particulièrement abondantes sur le pléon.

La présence de champs glandulaires sur les quatrième et cinquième

(1) C'est cet organe qu'Arcangeli (1938-1939) assimile à tort à un mycétome. [Strouhal (1939 *d*).]

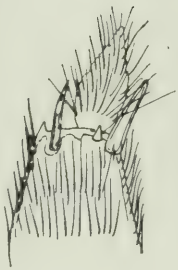
pléonites (fig. 3) a déjà été signalée plus haut. Chaque champ comprend 17 à 18 pores.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 6.



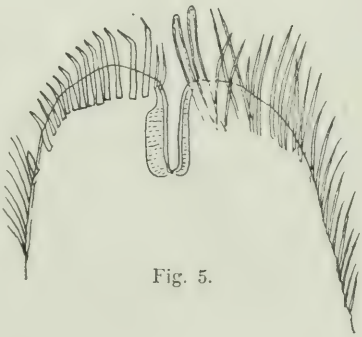


Fig. 5.

Fig. 2. — *Alpioniscus* (*Illyrionethes*) *heroldi* Verh. Côté gauche du cinquième pléonite.
Fig. 3. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Côté droit du quatrième pléonite.
Fig. 4. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Extrémité de l'exite de la maxillule.
Fig. 5. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Maxille.
Fig. 6. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Extrémités du palpe et de l'endite du maxillipède.

Céphalon. — Tête normale de Trichoniscide. Ligne supra-antennaire régulièrement arrondie en avant. Tubercule antennaire simple.

Telson. — De forme triangulaire, à extrémité tronquée et garnie de deux soies.

Antennules. — Le dernier article porte 8-9 soies sensitives.

Antennes. — Pas de dimorphisme sexuel. Articles IV et V allongés, portant sur des saillies des groupes d'écailles. Flagelle de 10-11 segments

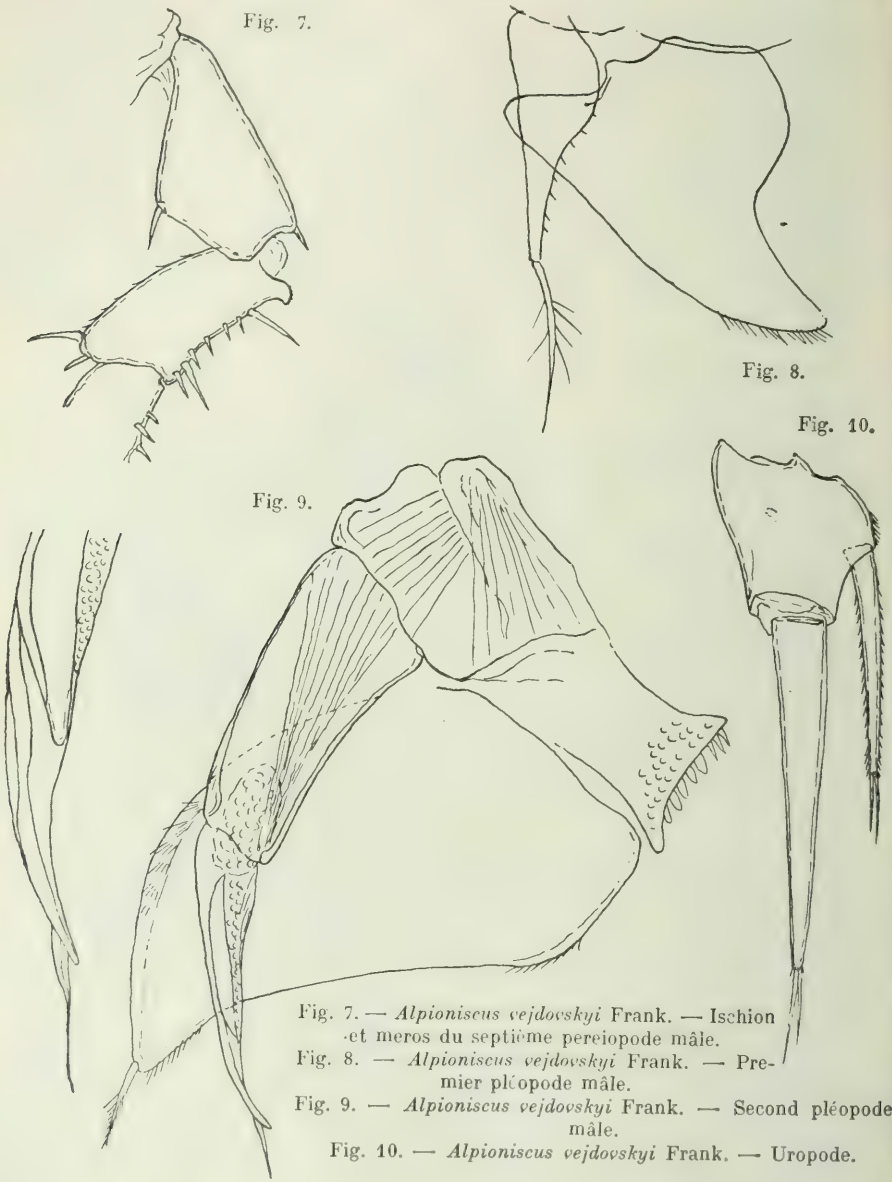


Fig. 7. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Ischion et meros du septième pereiopode mâle.
Fig. 8. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Premier pléopode mâle.
Fig. 9. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Second pléopode mâle.
Fig. 10. — *Alpioniscus vejdovskyi* Frank. — Uropode.

(et non de 8, comme le dit Frankenberger) portant cinq groupes d'æsthetascs insérés sur les segments 2, 3, 5, 7 et 9.

Mandibules. — Mandibule droite munie d'un pénicille ; mandibule gauche pourvue de trois pénicilles. Parfois, une tige ciliée sur le processus molaire (cette tige ne paraît pas constante ; peut-être est-elle caduque).

Maxillule. — Endite portant trois tige ciliées, dont la basilaire est beaucoup plus longue que les autres. Exite se terminant par onze tiges (et non pas neuf, comme le dit FRANKENBERGER), recourbées en crochet et par une mince tige ciliée (fig. 4).

Maxille. — Formée de deux lobes séparés par une profonde incisure (et non par une faible fente, comme le dit FRANKENBERGER). Lobe externe garni de deux grosses tiges (fig. 5).

Maxillipède. — Endite encadré de deux épines. Palpe formé de trois lobes très nets (et ne présentant pas une simple incisure, comme le dit FRANKENBERGER) (fig. 6).

Première paire de péréiopodes mâles. — Quelques écailles hyalines sur le meros et le carpos.

Septième paire de péréiopodes mâles (fig. 7). — Un crochet recourbé et saillant vers l'intérieur, s'insérant à la base du meros.

Première paire de pléopodes mâles (fig. 8). — Exopodite triangulaire à bord externe concave. Endopodite élargi à sa base, cilié du côté externe et se terminant par une partie effilée prolongée par une tige ciliée.

Seconde paire de pléopodes mâles (fig. 9). — Endopodite formé de trois segments (et non de deux, comme le dit FRANKENBERGER) ; le second article est court ; le troisième article est long ; son extrémité se termine par une pointe flanquée d'une tige extrêmement effilée.

Uropode (fig. 10). — Endopodite égal aux trois cinquièmes de l'exopodite.

AFFINITÉS. — Cette espèce est très voisine d'*A. (Alpioniscus) feneriensis.* Elle lui ressemble par ses téguments granuleux et la forme des pléopodes copulateurs mâles. Ces deux espèces, dont j'ai pu examiner de nombreux exemplaires, se distinguent de la façon suivante :

CARACTÈRES.	*feneriensis.*	*vejdovskyi.*
Tubercules	Très fortement développés.	Moyennement développés.
Nombre de rangées de tubercules sur les péréionites	3	2
Ligne supra-antennaire	Doublement sinuée.	Régulièrement arrondie.
Tubercule antennaire	Double.	Simple.
Nombre de pores glandulaires des 4e et 5e pléonites	50-60	17-18
Antennes	Très écailleuses.	Modérément écailleuses.
Meros de la 7e paire de péréiopodes mâles	Un tubercule à la base de l'article et une saillie vers le milieu de l'article.	Un crochet à la base de l'article.
Exopodite de la première paire de pléopodes mâles	Côté externe faiblement concave.	Côté externe fortement concave.

Alpioniscus (Illyrionethes) heroldi (Verhoeff 1931).

Stations. — 1° Baba pecina, près du village de Cvaljina, à 1km,500 au nord de la gare de Zavala ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). — 11.VIII.1936 : 4 ♂, 6 ♀, nombreux *pulli*.

2° Bjelusica pecina, à 300 mètres au sud-ouest de la gare de Zavala ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). — 10.VIII.1936 : 6 ♂, 6 ♀, dont 1 ovigère.

3° Vjetrenica pecina, à 500 mètres à l'est de la gare de Zavala ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). — 10.VIII.1936 : 12 ♂, 27 ♀.

4° Poganjaca pecina, à 500 mètres à l'est de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). — 27.VIII.1936 : 2 ♂, 4 ♀.

5° Planjska pecina, à 2 kilomètres du hameau de Lukovice ; opstina de Plana ; srez de Bileca (Herzégovine). — 16.VIII.1936 : 7 ♂, 14 (?) ♀ (il est impossible de distinguer les femelles d'*heroldi* et d'*absoloni*, qui se trouvent mélangées dans cette récolte).

6° Pecina kod Zelene Lokve, à une demi-heure de la grotte précédente ; opstina de Plana ; srez de Bileca (Herzégovine). — 16.VIII.1936 : (?) 6 ♀ (en l'absence de mâles, la détermination reste douteuse).

7° Lepirnica pecina, à 3km,500 au sud-est de la gendarmerie de Divin ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). — 19.VIII.1936 : 12 ♂, 24 ♀, dont 3 ovigères ; nombreux *pulli*.

8° Manoilina pecina, à 400 mètres au sud-est de la mosquée de Bjeljani ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). — 20.VIII.1936 : 14 ♂, 16 ♀, dont 2 ovigères.

9° Ljeljesnica pecina, à 700 mètres au sud-ouest de la précédente ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). — 20.VIII.1936 : 5 ♂, 4 ♀.

10° Visibaba pecina, dans la même région que les deux précédentes ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). — 21.VIII.1936 : 8 ♂, 10 ♀.

Cette espèce paraît très commune dans les grottes des parties orientale et méridionale de l'Herzégovine. Elle a d'ailleurs été déjà signalée, à maintes reprises, dans ces régions. [Le lecteur trouvera la liste des stations connues dans les mémoires de Strouhal (1939 *b*) et de Frankenberger et Strouhal (1940).]

Alpioniscus (Illyrionethes) absoloni absoloni (Strouhal, 1939).

Stations. — 1° Kraljivac pecina, près du kilomètre 74 de la route de Mostar à Nevesinje ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). — 2.VIII.1936 : 4 ♂, 6 ♀, dont 1 ovigère ; 2 *pulli*.

2° Grabova pecina, près du kilomètre 78 de la route de Mostar à Nevesinje ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). — 25.VII.1936 : (?) 4 ♀ (en l'absence de mâles, la détermination reste douteuse).

3° Bubanj pecina, à quarante-cinq minutes au nord-est de la gendar-

merie de Bisina ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). — 3.VIII.1936 : 1 ♂, 26 ♀, dont 4 ovigères.

4° Sipovica pecina, à trente minutes au nord-ouest de la gendarmerie de Bisina ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). — 4.VIII.1936 : 2 ♂, 4 ♀, dont 1 ovigère.

5° Prosjecenica pecina ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine) — 5.VIII.1936 : 2 ♂, 9 ♀.

Cette espèce avait été récoltée auparavant dans plusieurs grottes du Nevesinjsko Polje (Strouhal, 1939 *a* ; Frankenberger et Strouhal, 1940).

Alpioniscus (Illyrionethes) absoloni politus (Strouhal, 1939).

Stations. — 1° Luginja jasbina, à l'origine du Raskipotok, à 1500 mètres au nord-ouest du calvaire de Rast ; opstina et srez de Nevesinje (Herzégovine). — 29.VII.1936 : 1 ♂, 2 ♀.

2° Vrnjacka pecina, ponor à vingt minutes à l'ouest de Biograd ; opstina de Zovi Do ; srez de Nevesinje (Herzégovine). — 31.VII.1936 : 6 ♂, 16 ♀, dont 1 ovigère.

3° Planjska pecina, à vingt minutes du hameau de Lukovice ; opstina de Plana ; srez de Bileca (Herzégowine). — 16.VIII.1936 : 2 ♂, (?) ♀ (il est impossible de distinguer les femelles de cette espèce de celles d'*heroldi*, avec lesquelles elles sont mélangées).

4° Pripecak kod Vranjace, dans la région de Kobilja Glava, sur la route de Bileca à Gacko ; opstina d'Avtovac ; srez de Gacko (Herzégovine). — 25.VIII.1936 : 4 ♂.

Cette sous-espèce avait été récoltée auparavant dans une grotte près de Dolnja Jablanica, dans le bassin de la Neretva (Strouhal, 1939 *a* ; Frankenberger et Strouhal, 1940).

Titanethes (Cyphonetes) herzegowinensis Verhoeff 1900.

Stations. — 1° Planjska pecina, à vingt minutes du hameau de Lukovice ; opstina de Plana ; srez de Bileca (Herzégovine). — 16.VIII.1936 : 1 ♂ immature.

2° Mrcine pecina ; à vingt minutes au sud de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). 420 mètres d'altitude. — 28.VIII.1936 : 1 ♂ adulte, 1 ♂ immature, 1 *pullus*.

3° Grabova pecina, à trois-quarts d'heure au sud-ouest de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). 450 mètres d'altitude. — 28.VIII.1936 : 3 ♂, 3 ♀, 3 *pulli*.

Cette espèce est excellemment caractérisée par les remarquables différenciations qui affectent les deux premiers péreionites du mâle adulte. Absolon (1933) a donné de cette espèce une photographie qui fait bien ressortir ces caractères. Cette espèce est largement répandue dans les grottes du Sud de la Dalmatie, de l'Herzégovine et du Monténégro. (Strouhal, 1939 *d*).

Hyloniscus crassicornis Verhoeff 1926 subsp. *remyi* Verhoeff 1933.

Stations. — 1° Puits près de Spela Bores; srez de Bijelopolje (Sandjak de Novi-Bazar). — 5.VIII.1933 : 5 ♂, 21 ♀, dont 3 ovigères.

2° Nevesinje (Herzégovine). Sous des pierres, près de la ville. Altitude : 880 mètres. — 30.VII.1936 : 1 ♂.

Le type de l'espèce décrit par Verhoeff (31.1926 ; 34.1927 *a*) a été récolté dans des grottes du Nord de la Bulgarie. Ultérieurement, Verhoeff (49.1933) a distingué une sous-espèce, *remyi*, récoltée par M. le professeur Remy, sur les bords de la Raska, aux environs de Novi-Bazar.

Les exemplaires du Sandjak de Novi-Bazar et d'Herzégovine que j'ai observés appartiennent tous au même type et correspondent à la sous-espèce *remyi* de Verhoeff. Les figures données par cet auteur étant assez

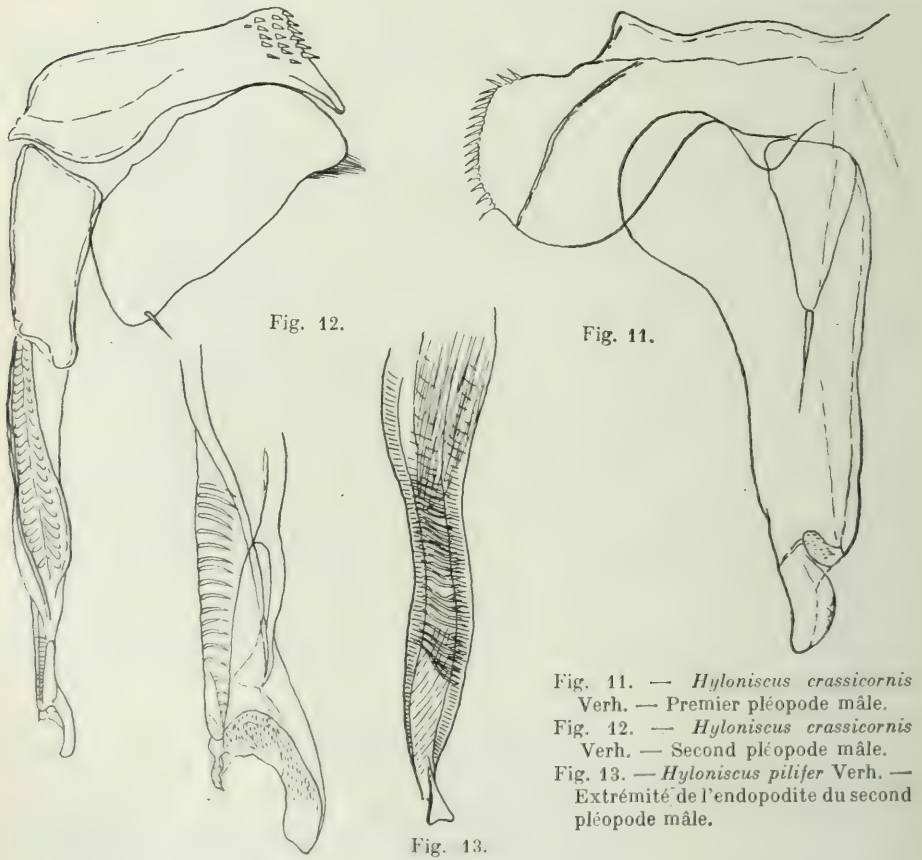


Fig. 11. — *Hyloniscus crassicornis* Verh. — Premier pléopode mâle.
Fig. 12. — *Hyloniscus crassicornis* Verh. — Second pléopode mâle.
Fig. 13. — *Hyloniscus pilifer* Verh. — Extrémité de l'endopodite du second pléopode mâle.

schématiques, je crois utile de fournir à nouveau une représentation des deux premiers pléopodes mâles (fig. 11 et 12).

Cette forme possède un revêtement pileux assez dense, qu'elle partage

avec *pilifer* Verh., *pugionum* Verh., *transylvanicus* Verh., *macedonicus* Verh., *taborskyi* Frank. et *marani* Frank. Toutes ces formes, ainsi que *rilensis* Mehely, présentent des appareils copulateurs assez semblables. Aussi peut-on peut-être les considérer, avec FRANKENBERGER (1940 *a*, p. 76), comme appartenant à la même espèce, dont elles ne représenteraient que des races géographiques. Mais, pour l'affirmer, il faudrait disposer d'un abondant matériel que je n'ai pas à ma disposition.

Hyloniscus pilifer Verhoeff 1933.

STATIONS. — 1° Suscepan, sur les bouches de Cattaro ; opstina d'Ercegnovi ; Boko Kotorski srez (Dalmatie). Altitude : 280 mètres. — 1.IX. 1936 : 2 ♂, 9 ♀, dont 3 ovigères.

2° Skaljari ; banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 1 ♂, 3 ♀.

Cette espèce a été décrite par VERHOEFF (49.1933), en prenant pour types les exemplaires récoltés par M. le professeur REMY, sur la côte méridionale du lac d'Ochrid, près de la source Sveti-Naum. Elle est signalée par FRANKENBERGER (1941) aux confins albano-yougoslaves.

Cette espèce est bien caractérisée et facile à distinguer des autres espèces d'*Hyloniscus* par ses téguments nettement granuleux et recouverts de soies raides. L'endopodite du second pléopode mâle a été figuré, de façon très schématique, par VERHOEFF. J'en fournis une représentation plus précise (fig. 13). L'endopodite se termine par une tige amincie, courbée en S et ornée de cannelures transversales ; à son extrémité, elle s'évase en un entonnoir hyalin, à parois très minces.

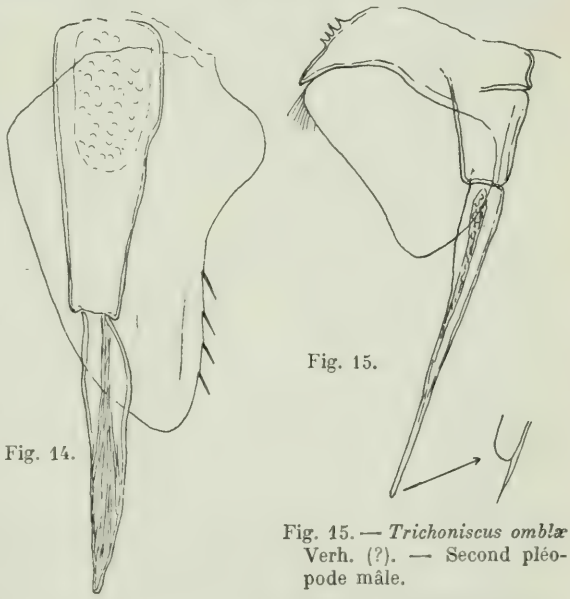


Fig. 14. — *Trichoniscus omblæ* Verh. (?). — Premier pléopode mâle.

Fig. 15. — *Trichoniscus omblæ* Verh. (?). — Second pléopode mâle.

Trichoniscus omblæ Verhoeff 1901 (?).

STATION. — Ponor Crnulja, dans le Popovo Polje, à 2 kilomètres de la gare de Turkovici ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). — 10.XII.1936 (Hrabe leg.) : 7 ♂, 6 ♀.

Verhoeff (4.1901 *a*) a donné une description très sommaire de *Tr. omblæ*, fondée exclusivement sur des caractères somatiques et qui permet difficilement de reconnaître cette espèce. Les types proviennent des rives de l'Ombla, près de Raguse.

C'est avec doute que je rapporte à cette espèce les exemplaires recueillis par M. Hrabe, dans le Ponor Crnulja, et qui m'ont été communiqués par M. le professeur Remy. Le mauvais état de ces échantillons ne m'a pas permis d'en faire une étude détaillée. Je me borne à fournir une figure des deux premiers pléopodes mâles (fig. 14 et 15). Par l'endopodite du premier pléopode, à pointe très courte, l'espèce que j'ai observée se rapproche beaucoup de *muscivagus* Verh. et de *sulcatus* Verh.

Trichoniscus (Chaliconiscus) matulici Verhoeff 1901.

Stations. — 1° Robovica pecina, près de Rabitlje, à 6 kilomètres, au sud-est de Plevlje ; opstina d'Ilinobrdo ; srez de Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 800 mètres. — 25.VII.1933 : 2 ♂, 3 ♀.

2° Planjska pecina, près de Lukovice ; opstina de Plana ; srez de Bileca (Herzégovine). Altitude : 750 mètres. — 16.VIII.1936 : 2 ♂.

3° Crnulja jama, dans le Popovo Polje, à 2 kilomètres de la gare de Turkovici ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). Altitude : 225 mètres. — 9.VIII.1936 : 4 ♂, 3 ♀, dont 2 ovigères.

4° Baba pecina, dans le Strujicko Polje, à 7 kilomètres au nord-est de Zavala ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). Altitude : 240 mètres. — 5.IX.1936 : 11 ♂, 32 ♀, dont 5 ovigères.

5° Bjelusica pecina, à 300 mètres de la gare de Zavala ; opstina du Popovo Polje ; srez de Ljubinje (Herzégovine). Altitude : 300 mètres. — 10.VIII.1936 : 6 ♂, 7 ♀, dont 1 ovigère.

6° Donja Vjetrenica (Herzégovine). — 12.VIII.1936 : 1 ♂.

7° Djurkovina pecina, à un quart d'heure de la gendarmerie de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). Altitude : 520 mètres. — 27.VIII.1936 : 2 ♀.

8° Poganjaca pecina, à 500 mètres à l'est de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). Altitude : 400 mètres. — 27.VIII.1936 : 2 ♂, 10 ♀, dont 2 ovigères.

9° Reznica pecina, à dix minutes au sud-est de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). Altitude : 420 mètres. — 28.VIII.1936 : 2 ♂, 3 ♀, dont 2 ovigères.

Le sous-genre *Chaliconiscus*, créé par Verhoeff (1928 *b*)) se distingue de *Trichoniscus* s. str., par les remarquables caractères sexuels secondaires du mâle : différenciation du septième péréiopode, et lobe terminal de l'apophyse génitale (1). Ces caractères sont assez remarquables pour justifier, malgré les critiques de Kesselyak (1930 *a*), le maintien du sous-genre.

(1) Le sillon oblique des pleurépimères, indiqué par Verhoeff, comme caractéristique du sous-genre *Chaliconiscus*, se retrouve également chez plusieurs espèces de *Trichoniscus* s. str.

Le septième péréiopode du mâle bien adulte (fig. 16) est caractérisé : 1° par un tubercule situé à l'extrémité distale du basis, se prolongeant en une saillie recourbée, et garni de longues écailles ; 2° par un coussinet d'écailles situé à l'extrémité distale de l'ischion ; 3° par le meros très élargi ; 4° par le carpos muni à sa base et sur sa face interne d'une forte saillie garnie d'écailles ; de plus, le carpos porte à son extrémité distale trois bourrelets écailleux, un interne court, un externe long et un transversal.

L'apophyse génitale (fig. 17) porte, à son extrémité, un lobe saillant ; elle est ornée d'une crête longitudinale garnie d'épines.

Ces caractères ne sont visibles que chez les mâles bien adultes, mesurant 5 millimètres de longueur. C'est la raison pour laquelle je soupçonne que l'unique mâle, mesurant 2mm,75, décrit par VERHOEFF (49.1933, p. 62) sous le nom de *Trichoniscus remyi*, ne représente qu'un jeune individu de *Tr. (Chaliconiscus) matulici*. Tout au moins, je ne trouve, dans la description de VERHOEFF, aucun caractère qui permette de distinguer *Tr. remyi* d'un mâle immature de *Tr. matulici*. J'ajoute qu'un autre argument plaide en faveur de cette interprétation : l'unique exemplaire de *Tr. remyi* a été récolté par M. le professeur REMY, dans le Sandjak de Novi-Bazar, parmi les ruines de Sjenica. Or, le genre *Trichoniscus* n'est représenté dans les récoltes effectuées, en 1933, par M. le professeur REMY, dans le Sandjak de Novi-Bazar, que par *Tr. (Chaliconiscus) matulici*.

Fig. 17.

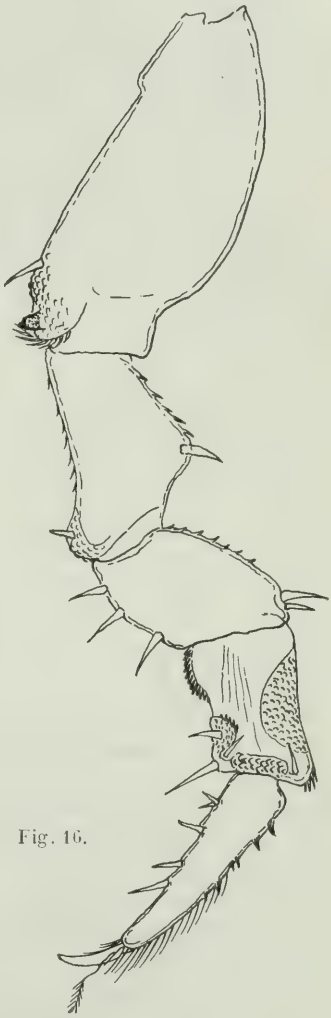


Fig. 16.

Fig. 16. — *Trichoniscus* (*Chaliconiscus*) *matulici* Verh. — Septième pereiopode mâle.

Fig. 17. — *Trichoniscus* (*Chaliconiscus*) *matulici* Verh. — Apophyse génitale.

Cette espèce est largement répandue dans le Sud de la Dalmatie, en Herzégovine, au Monténégro et dans l'île de Meleda (Mljet), (STROUHAL, 1939 *e*). Cette forme n'est pas strictement cavernicole ; elle est simplement troglophile. Les représentants de cette espèce sont soit pigmentés, soit plus ou moins décolorés (var. *stygivagus* Verhoeff 1901).

Sous-famille des *Haplophthalminæ* Verhoeff 1908.

Haplophthalmus danicus Budde-Lund (1879) 1885.

Subsp. *transilvanicus* Verhoeff 1908.

Stations. — 1° Nevesinje (Herzégovine). Sous des pierres, près de la ville. Altitude : 880 mètres. — 30.VII.1936 : 8 ♂, 11 ♀, dont 4 ovigères.

2° Skaljari, dans la banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX. 1936 : 1 ♀ ovigère.

Troglocyphoniscus remyi n. sp.

Station. — Grabova pecina (= Savrlica pecina), sur la route de Mostar à Nevesinje, à hauteur du kilomètre 78,100 ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 360 mètres. — 25.VII.1936 : 4 ♂, 11 ♀, dont 8 ovigères.

Description.

Longueur. — ♀ ovigère, 3 millimètres.

Coloration. — Blanche, corps dépourvu de pigment.

Œil. — Formé d'un ocelle unique, petit, mais pigmenté et bien visible.

Forme générale du corps. — Corps assez aplati, comme celui d'*Haplophthalmus* ; pleurépimères tombant obliquement et non verticalement.

Ornementation. — On observe sur la tête (fig. 18) : *a.* une rangée postérieure de trois protubérances ; *b.* une rangée médiane comprenant deux probutérances ; ces cinq protubérances sont parcourues chacune par un sillon longitudinal ; *c.* à l'extrémité antérieure de la tête, trois pointes coniques, disposées en triangle : deux supérieures et une inférieure.

Sur le pereion, on observe trois paires de crêtes : une paramédiane et deux latérales. Il existe, de plus, sur le premier pereionite, les restes d'une quatrième paire de crêtes, tout à fait externe. Par contre, le septième pereionite ne porte que deux paires de crêtes, la paire externe étant effacée.

Le troisième pléonite porte une paire de grosses protubérances ; les quatrième et cinquième pléonites sont lisses ; le telson porte une paire de tubercules.

Caractères tégumentaires. — Tous les tergites sont recouverts d'un réseau polygonal (*wabige Struktur* des auteurs de langue allemande). Chaque alvéole du réseau renferme une écaille laciniée « en polype » (fig. 19). Les crêtes portent des rangées de soies-écailles. Les protergites sont garnis de nombreuses soies.

Antenne (fig. 20). — L'antenne est formée d'articles gros et courts, garnis de soies-écailles. Le flagelle est constitué de trois articles ; le second porte un groupe d'æsthetascs.

Septième pereiopode mâle (fig. 21). — Carpos fortement creusé en gorgeret, sur sa face interne, la gorge étant limitée par une protubérance

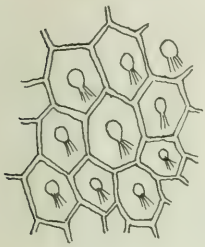


Fig. 19.

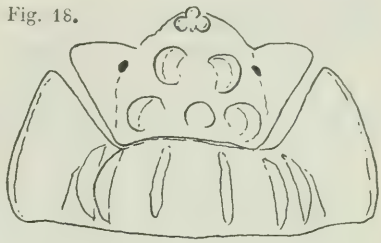


Fig. 18.

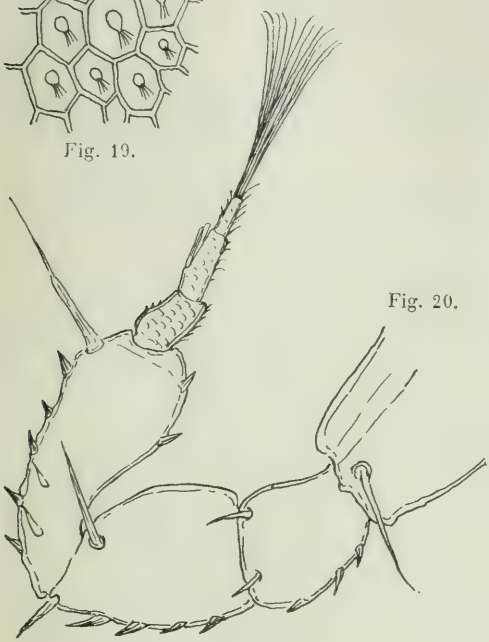


Fig. 20.

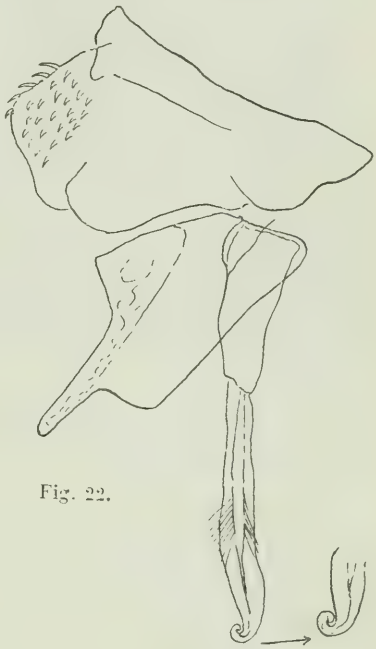


Fig. 22.

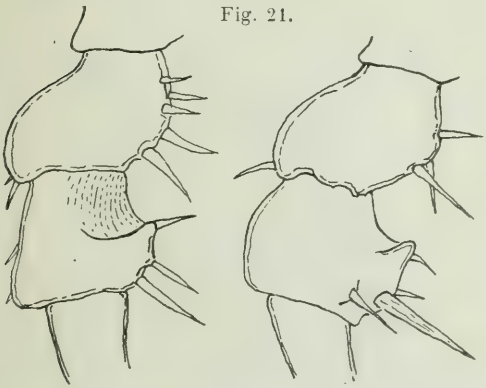


Fig. 21.

Fig. 18. —*Troglocyphoniscus remyi* n. sp. — Tête et premier pereionite.
Fig. 19. — *Troglocyphoniscus remyi* n. sp. — Structure microscopique des tergites.
Fig. 20. — *Troglocyphoniscus remyi* n. sp. — Antenne.
Fig. 21. — *Troglocyphoniscus remyi* n. sp. — Meros et carpos du septième pereiopode mâle ; à gauche, face interne ; à droite, face externe.

Fig. 22. — *Troglocyphoniscus remyi* n. sp. — Premier pléopode mâle.

garnie de trois soies du côté interne et de deux soies, dont une très grande, du côté externe.

Premier pléopode mâle (fig. 22). — Exopodite prolongé, du côté externe, par un lobe digitiforme. Endopodite à extrémité recourbée en corne.

Le genre Troglocyphoniscus. — Je considère que la nouvelle espèce

qui vient d'être décrite doit rentrer dans le genre *Troglocyphoniscus* Strouhal 1939. Mais la diagnose du genre, qui ne comprenait jusqu'ici qu'une seule espèce : *absoloni* Strouhal (recueilli dans une grotte de l'île de Meleda), doit être élargie pour permettre d'y inclure la nouvelle espèce. Ce genre doit être ainsi défini :

1° Protubérances céphaliques modérément développées, plus ou moins divisées, au nombre de 8, disposées en 3 groupes, postérieur, médian et antérieur (3 + 2 + 3) ;

2° Tubercules des tergites pereiaux formant des crêtes modérément développées. Trois paires de crêtes sur chaque tergite (deux sur le septième pereionite) ; de plus, il existe parfois de une à trois paires de crêtes rudimentaires, à l'extérieur des crêtes principales ;

3° Troisième pléonite orné de deux protubérances bien marquées ;

4° Telson garni de deux tubercules ;

5° Tergites ornés d'un réseau de mailles polygonales ;

6° Pas de pigment. Œil présent ou absent ;

7° Septième pereiopode mâle : carpos fortement creusé sur sa face interne, le gorgeret étant limité du côté distal par une forte saillie garnie d'épines.

8° Premier pléopode mâle : exopodite prolongé à l'angle distal et externe par un lobe plus ou moins allongé.

Ce genre paraît voisin des genres *Carloniscus* Verhoeff et *Cyphotendana* Verhoeff.

Rapports des deux espèces de Troglocyphoniscus : absoloni *Strouhal et* remyi *n. sp.* — On peut distinguer les deux espèces du genre grâce aux caractères suivants :

absoloni.	*remyi.*
Œil absent.	Œil formé d'un seul ocelle, petit, mais pigmenté et bien visible.
Pereion convexe.	Pereion aplati.
Tubercules céphaliques fortement saillants et nettement divisés.	Tubercules céphaliques modérément saillants et faiblement divisés.
Exopodite du premier pléopode mâle à lobe distal court.	Exopodite du premier pléopode mâle à lobe distal long et bien individualisé.
Endopodite du premier pléopode mâle à extrémité légèrement recourbée.	Endopodite du premier pléopode mâle à extrémité recourbée en corne de bélier.

Par son corps aplati, par ses tubercules moins saillants, par la persistance de l'ocelle, la nouvelle espèce est plus primitive qu'*absoloni*. Par contre, ses caractères sexuels paraissent plus évolués que ceux d'*absoloni*.

Cyphoniscellus herzegowinensis (Verhoeff, 1900).

Station. — Djurkovina pecina, à un quart heure au nord-ouest de la gendarmerie de Grebci ; Zahumska opstina ; srez de Trebinje (Herzégovine). Altitude : 520 mètres. — 27.VIII.1936 : 1 ♂, 1 ♀.

Cette espèce se rencontre dans plusieurs grottes des régions méridionales de la Dalmatie et de l'Herzégovine.

FAMILLE DES *SCYPHACIDÆ* Dana 1852.

Armadilloniscus littoralis Budde-Lund (1879) 1885
(= *dalmatinus* Verhoeff 1901).

Stations. — 1° Risano, sur les rives des Bouches de Cattaro (Boko Kotorski) (Dalmatie). — 2.IX.1936 : 4 ♂, 9 ♀, dont 3 ovigères et *pulli*. Ces individus diffèrent du type normal par leur petite taille (la plus grande femelle mesure 3mm,5 alors que le type atteint 5 millimètres ; une femelle ovigère ne mesure que 3 millimètres), leurs granulations faibles et leur pigmentation très développée. Il s'agit là d'une variété qui ne semble pas avoir la signification d'une race géographique. Elle paraît correspondre, en effet, à la forme récoltée par Verhoeff (24.1918, p. 165) à la presqu'île Saint-Jean, près de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes), et qu'il désigne sous le nom de *dalmatinus schöbli*. Or les exemplaires que j'ai récoltés à Villefranche-sur-Mer correspondent au type, et non à la variété.

2° Vieux Phalère, près d'Athènes (Grèce). — 7.IX.1933 : 1 ♀ ovigère. Cette station est la plus méridionale et la plus orientale que l'on connaisse de cette espèce. L'aire de répartition de *A. littoralis* comprend donc les côtes septentrionales de la Méditerranée, depuis Marseille jusqu'à Athènes.

FAMILLE DES *ONISCIDÆ* Verhoeff 1917.

Halophiloscia sp. [*aristotelis* Verhoeff 1901 (?)].

Station. — Salonique. — 30.VIII.1933 : 1 ♀.

En l'absence de mâle, la détermination précise de cette *Halophiloscia* ne peut être établie.

Chætophiloscia elongata (Dollfus, 1884).

Station. — Skaljari, dans la banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 9 ♀, dont 2 ovigères.

Chætophiloscia pseudocellaria Arcangeli 1934

(= *Philoscia cellaria* Arcangeli, 1929, *nec* Dollfus).

Station. — Budljeva pestera ; grotte creusée dans la terrasse de tuf sur laquelle est construite la ville de Vodena (Edessa) (Macédoine grecque). Altitude : 300 mètres. — 23.VIII.1933 : 4 ♂, 4 ♀, et *pulli*.

Cette espèce rappelle, par son aspect et sa coloration, *Ch. cellaria* Dollfus. Elle s'en distingue aisément par les caractères de l'antennule et des pléopodes mâles. Elle n'était connue jusqu'ici que des Sporades méridionales : Kalymnos, Rhodes et Karpathos (Arcangeli, 1929, 1934).

Philoscia (Philoscia) dalmatica Verhoeff 1901.

Stations. — 1° Source de l'Ombla, près de Raguse (Dubrovnik) (Dalmatie). — 30.VIII.1936 : 1 ♀, de type *pallida*, jaunâtre.

2° Skaljari, dans la banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 1 ♀.

Cette espèce paraît extrêmement voisine de *Ph. muscorum*. Verhoeff (5.1901 *b*, p. 146) l'avait d'abord considérée comme une sous-espèce de *muscorum*. Mais, ultérieurement (15.1908, p. 352), il l'a élevée au rang d'espèce. Il m'a été impossible, en l'absence de mâles, d'établir une comparaison précise entre ces deux formes.

FAMILLE DES *PORCELLIONIDÆ* Verhoeff 1917.

Sous-famille des *Squamiferinæ*.

J'ai établi, dans un autre travail (Vandel, 1945 *b*), la sous-famille des *Squamiferinæ*, destinée à grouper les genres *Trichorhina* B.-L., *Calycuoniscus* Collinge et *Platyarthrus* Brandt. J'ai développé les raisons qui plaident en faveur de l'autonomie de ce groupe, qu'il conviendrait peut-être d'élever au rang de famille indépendante.

Platyarthrus hoffmannseggi Brandt 1833.

Station. — Météores (Thessalie). Ravin septentrional du Platys-Lithos. Altitude : 400 mètres. — 1.IX.1933 : 4 ♀, dont 2 ovigères.

Strouhal (23.1939 *c*, p. 74 ; 30.1942, p. 148) a signalé cette espèce en Épire.

Série des « Porcellionidæ quinquetracheatæ ».

On sait que les Porcellionides quinquetrachéates ont une origine orien-

tale. C'est la raison pour laquelle cette série est particulièrement bien représentée dans les Balkans.

Protracheoniscus politus (C. L. Koch, 1841).

Station. — Rabitlje, à 5 kilomètres au sud-est de Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altide : 860 mètres. — 25.VII.1933 : 1 ♀ ovigère.

Tracheoniscus trachealis (Budde-Lund, 1885).

Stations. — 1° Temna pestera ; au pied de la falaise qui coiffe le flanc gauche de la gorge de la Toplica, un peu en amont de l'établissement thermal de D. Pozar (Loutra Pozar) ; nomos Pella (Macédoine grecque). Altitude : 530 mètres. — 21-22.VIII.1933 : 23 ♂, 31 ♀, dont 1 ovigère.

2° Pozarska mala pestera, sur la rive droite du D. Pozar, à 100 mètres en amont de l'établissement thermal ; nomos Pella (Macédoine grecque). Altitude : 400 mètres. — 22.VIII.1933 : 2 ♂, 14 ♀.

Cette espèce est voisine de *ratzeburgi* Brandt, et aussi de *pheacorum* Verhoeff. Les exemplaires que j'ai examinés correspondent bien à la description initiale de Budde-Lund (1885, p. 90). Cette espèce habite la Moldavie (Budde-Lund, 1885, p. 90) et la Transylvanie (Dollfus, 1901, p. 145). Les formes grecques signalées sous ce nom appartiendraient d'après Strouhal (1938, p. 24-25) à d'autres espèces.

Tracheoniscus mostarensis (Verhoeff, 1901).

Stations. — 1° Source de la Buna (Vrelo Buna), près du village de Blagaj ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 100 mètres. — 25.VII.1936 : 6 ♂, 8 ♀, dont 6 ovigères.

2° Kovina pecina, près du Cobanovo polje, à 300 mètres à droite de la route de Mostar à Nevesinje ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 550 mètres. — 2.VIII.1936 : 1 ♂, 4 ♀, dont 1 ovigère.

3° Kraljevac pecina, à 1 kilomètre au nord de la grotte précédente, près du kilomètre 74 de la route de Mostar à Nevesinje ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 550 mètres. — 2.VIII.1936 : 1 ♂, 1 ♀.

4° Prosjecenica pecina, sur le plateau de Busak, à 500 mètres à gauche de la route de Mostar à Nevesinje, près du kilomètre 74 ; opstina de Blagaj; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 680 mètres. — 2.VIII.1936 : 1 ♀.

5° Nevesinje (Herzégovine) ; sous des pierres, près de la ville. — 30.VII.1936 : 2 ♂, 2 ♀ ovigères.

6° Bileca (Herzégovine). Dans un jardin, sous des planches pourries. — 15.VIII.1936 : 1 ♂ albinos.

7° Pecina kod Ponikve, en bordure du Dabarsko Polje, à 5 kilomètres de la gendarmerie de Divin ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). Altitude : 500 mètres. — 20.VIII.1936 : 1 ♂.

8° Vilina pecina ; c'est la source de la Rijeka de Kljuce (Rijeka du Kljucko polje ou Cernicko polje) ; opstina d'Avtovac ; srez de Gacko (Herzégovine). — 24.VIII.1936 : 1 ♀.

9° Skaljari, dans la banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 12 ♂, 21 ♀, dont 3 ovigères.

Cette espèce est voisine de *pseudoratzeburgi* Verhoeff. Mais sa répartition est différente. C'est une espèce méditerranéenne dont l'aire de répartition paraît très limitée ; elle semble cantonnée en Herzégovine et dans l'Extrême-Sud de la Dalmatie, où elle est d'ailleurs commune (Strouhal, 1939 *e*). Elle fait défaut en Bosnie. Elle existerait dans l'île de Lissa (Rogenhofer, 1908, p. 120).

Tracheoniscus pseudoratzeburgi (Verhoeff, 1907).

(= *Porcellio ratzeburgi* Dollfus, 1896, *nec* Brandt).

Stations. — 1° Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). — 24.VII.1933 : 1 ♀.

2° Rabitlje, à 5 kilomètres au sud-est de Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 860 mètres. — 25.VII.1933 : 4 ♀ ovigères.

3° Jabuka, près de la gendarmerie, sur la route de Plevlje à Prijepolje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 1 250 mètres. — 27.VII.1933 : 7 ♂, 6 ♀, dont 5 ovigères.

Cette espèce est morphologiquement voisine de *mostarensis*, mais sa réparition est bien différente (Strouhal, 1939 *e*). C'est une espèce montagnarde qui peuple les régions accidentées de la Bosnie, du Nord de l'Herzégovine et du Sandjak de Novi-Bazar. Au nord, elle atteint la Transylvanie et même la Slovaquie orientale (plateau de Silica), si la mention de Frankenberger (1940 *b*, p. 65) se rapporte effectivement à cette espèce. Il est probable qu'elle doit exister aussi en Vieille Serbie, dont la faune isopodique est jusqu'ici totalement inconnue. Les mentions d'Arcangeli (1931, p. 81) et de Frankenberger (1941, p. 6) qui citent cette espèce d'Albanie reposent probablement sur une confusion avec *albanicus* Verhoeff.

Récemment, Verhoeff (67.1939, p. 29) soutient que *pseudoratzeburgi* ne représente qu'une sous-espèce d'*apenninorum* Verhoeff. Il l'aurait récoltée en Carniole (Adelsberg ; Gottschee) et dans les Karawanken (Assling).

Les rapports systématiques de cette espèce, comme ceux de beaucoup de *Tracheoniscus*, demanderaient à être précisés.

Tracheoniscus squamuliger (Verhoeff, 1907).

Station. — Kalabaka (Thessalie). Altitude : 200 mètres. — 1.IX.1933 : 1 ♂, 1 ♀.

Cette espèce avait été récoltée auparavant à Anno-Musinitza, en Grèce moyenne (Verhoeff, 10.1907 *b*, p. 278) et sur les bords du lac d'Ochrida (Arcangeli, 1931, p. 80).

Porcellium herzegowinense (Verhoeff, 1901).

Station. — Serajevo (Bosnie). — 22.VII.1936 : 1 ♀.

Cette forme appartient au groupe des *Porcellium* à enroulement complet. Elle semble très voisine de *fiumanus* Verhoeff. Cette espèce est propre à la Bosnie, à l'Herzégovine et aussi au Nord-Est de l'Albanie (Char Dagh = monts Sar) (Frankenberger, 1940 *c*, p. 139 ; 1941, p. 10).

L'individu récolté par M. le professeur Remy correspond à la variété *trebevicensis* Verhoeff, 1907, caractérisée par ses téguments lisses.

Cylisticus convexus (de Geer, 1778).

Stations. — 1° Source de la Bosna (Vrelo Bosna), près d'Ilidza Banja, à 15 kilomètres au sud-ouest de Serajevo ; opstina d'Ilidza Banja ; srez de Serajevo (Bosnie). Altitude : 500 mètres. — 23.VII.1936 : 3 ♂, 4 ♀.

2° Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 760 mètres. — 24.VII.1933 : 6 ♂, 4 ♀, dont 1 ovigère.

3° Pozarska mala pestera, sur la rive droite du D. Pozar, à 100 mètres en amont de l'établissement thermal ; nomos Pella (Macédoine grecque). Altitude : 400 mètres. — 22.VIII.1933 : 7 ♂, 17 ♀.

4° Budljeva pestera ; grotte creusée dans la terrasse de tuf sur laquelle est construite la ville de Vodena (Edessa). Altitude : 300 mètres. — 23.VIII.1933 : 1 ♂, 3 ♀.

5° Spilia Paparados, presque au sommet de la falaise de tuf, au lieudit Paparados, à Naousa ; nomos de Salonique (Macédoine grecque). Altitude : 330 mètres. — 25.VIII.1933 : 4 ♂, 5 ♀.

6° Grotte de l'Apano Skala, proche de l'abattoir de Naousa ; nomos de Salonique (Macédoine grecque). Altitude : 335 mètres. — 26.VIII.1933 : 2 ♀.

Série des « Porcellionidæ bitracheatæ ».

Le genre Metoponorthus Budde-Lund (1879) 1885.

Le genre *Metoponorthus* est un genre essentiellement occidental. Le centre d'origine du genre, dans lequel ont été récoltées la majorité des espèces, correspond aux pays barbaresques (Vandel, 1945 *b*). Les régions balkaniques, cependant si riches en Isopodes terrestres et si bien explorées, sont d'une extrême pauvreté en *Metoponorthus*. Le genre n'y est guère représenté que par deux espèces : 1° *pruinosus* (Brandt), dont la Méditerranée orientale paraît être le centre d'origine et qui s'y scinde en de nombreuses sous-espèces et variétés (*M. nigrobrunneus* Budde-Lund, 1896, de l'île de Kappari, ne semble représenter qu'une sous-espèce de *pruinosus*) ; 2° *M. myrmecophilus* (Stein), forme myrmécophile se rattachant à *pruinosus* (*M. sikinus* Strouhal, de l'île de Sikinos, en est très voisin).

Metoponorthus pruinosus (Brandt, 1833).

Stations. — 1° Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 760 mètres. — 24.VII.1933 : 7 ♂, 10 ♀, dont 9 ovigères.

2° Rabitlje, à 5 kilomètres au sud-est de Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 860 mètres. — 25.VII.1933 : 1 ♂, 1 ♀ ovigère.

3° Source de la Buna (Vrelo Buna), près du village de Blagaj ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). — Altitude : 100 mètres. — 25.VII.1936 : 1 ♂, 3 ♀.

4° Pozarska mala pestera, sur la rive droite de D. Pozar, à 100 mètres en amont de l'établissement thermal ; nomos Pella (Macédoine grecque). Altitude : 400 mètres. — 22.VIII.1933 : 1 ♂.

5° Budljeva pestera ; grotte creusée dans la terrasse de tuf sur laquelle est bâtie la ville de Vodena (Edessa) (Macédoine grecque). Altitude : 300 mètres. — 23.VIII.1933 : 1 ♂, 1 ♀.

6° Kalabaka (Thessalie). Altitude : 200 mètres. — 2.IX.1933 : 3 ♂, 4 ♀, dont 2 ovigères.

Metoponorthus pruinosus (Brandt, 1833).

var. *meleagris* Budde-Lund 1885.

Station. — Skaljari, banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX. 1936 : 2 ♀ ovigères.

Agabiformius lentus (Budde-Lund, 1885).

Station. — Marica pecina, à quelques mètres à gauche du chemin de Blagaj à Zelcic, à 600 mètres à l'est du cimetière musulman de Blagaj ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 200 mètres. — 25.VIII.1936 : 32 ♂, 61 ♀, dont 3 ovigères.

Cette espèce est originaire de la Méditerranée orientale, comme tous les *Agabiformius*. Sa patrie est très vraisemblablement la presqu'île balkanique. On la connaît de Dalmatie (île de Lesina), d'Herzégovine, de Grèce et des îles de la mer Égée (Crète, Skyros, Kytnos, Rhodes). De là elle s'est étendue, probablement de façon secondaire, à l'est, jusqu'à la Mésopotamie (Amara) ; au sud, à l'Afrique du Nord : Égypte et Algérie, où elle paraît d'ailleurs rare ; à l'ouest, à l'Italie, qu'elle peuple à peu près en totalité (une forme très voisine, *corcyræus* Verhoeff, est propre à la Sicile). Ce qui prouve qu'elle ne représente pas une forme occidentale, c'est qu'elle fait défaut en Corse, en France et dans la péninsule ibérique. Sa limite occidentale paraît être marquée par la ville de Gênes. Enfin cette espèce a été répandue par l'homme dans des régions très éloignées de son centre d'origine : Canaries, Haïti, Mexique, Chine, îles de l'océan Indien. Elle a été signalée à plusieurs reprises dans des serres, en Angleterre.

Le genre « Porcellio » Latreille 1804.

Le genre *Porcellio* représente un type essentiellement occidental. Son centre d'origine est constitué par les terres baignées par l'Atlantique et la Méditerranée occidentale (Vandel, 1945 *b*). La péninsule ibérique et les pays barbaresques renferment à eux seuls la moitié des espèces connues de *Porcellio*. Les pays balkaniques sont beaucoup moins riches en représentants du genre *Porcellio*.

Porcellio piceus Dollfus 1896.

Stations. — 1° Velez planina, près de la bergerie ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 1 200-1 400 mètres. — 3.VIII. 1936 : 1 ♂, 5 ♀.

2° Sabadinska pecina pod Ravnicama, tout près du sommet de la falaise qui couronne le versant sud du plateau de Ravnice, à gauche de la route Mostar-Nevesinje, 500 mètres avant le hameau de Zelcic ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 560 mètres. — 25.VII. 1936 : 1 ♂, 2 ♀, dont 1 ovigère.

3° Grabova pecina (= Savrlica pecina), à 200 mètres à gauche de la route de Mostar à Nevesinje, à hauteur du kilomètre 78,100 ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 360 mètres. — 25.VII.1936 : 1 ♂, 2 ♀.

4° Nevesinje (Herzégovine). Sous des pierres près de la ville. Altitude : 880 mètres. — 30.VII.1936 : 2 ♂.

5° Pecina kod Ponikve, en bordure du Dabarsko Polje, à 5 kilomètres de la gendarmerie de Divin ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). Altitude : 500 mètres. — 20.VIII.1936 : 2 ♂, 2 ♀.

6° Kobilja Glava ; sous des pierres dans des pâturages broussailleux ; opstina d'Avtovac ; srez de Gacko (Herzégovine). — 25.VIII.1936 : 1 ♀ ovigère.

7° Skaljari, banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 2 ♀.

Synonymie. — Les deux espèces décrites par Dollfus (1896, p. 585) sous les noms de *piceus* et de *marmoratus* sont à peu près certainement synonymes, ainsi que l'a déjà fait remarquer Verhoeff (1901 *c*, p. 17 ; 10.1907 *b*, p. 271). Par contre, lorsque Verhoeff assimile le *piceus* de Dollfus au *longicornis* décrit par Stein (1859), j'estime qu'il fait erreur. En effet, les exemplaires que j'ai eus entre les mains et qui correspondent certainement à l'espèce de Dollfus diffèrent par plusieurs caractères importants de *longicornis* (voir aussi, Strouhal, 1939 *e*) :

1° Stein (1859, p. 262) signale que la surface du corps de *longicornis* est couverte de « ziemlich dicht stehende, aber sehr kurze, weisse, Börstchen ». Budde-Lund (1885, p. 133-134), qui a étudié des exemplaires de

longicornis communiqués par STEIN, signale que la surface du corps est « densissime setigera ». Or, la surface de *piceus* est parfaitement glabre et dépourvue de tout revêtement de soies.

2° STEIN décrit les antennes de *longicornis* de la façon suivante : « Die Fühler sind sehr lang, fast zwei Drittel so lang wie das Thier ». BUDDE-LUND écrit que les antennes sont « longæ, tres quartes partes corporis longitudine complentes ». Celles de *piceus* sont médiocres et ne dépassent que de peu la moitié de la longueur du corps.

3° STEIN observe que le deuxième et le troisième article des antennes sont « am Ende ausgerandet, und die äusseren Ecken treten spitzig vor ». Et, BUDDE-LUND, « articuli 2-3 dente apicali majore ». Chez *piceus*, les articles des antennes sont mutiques.

Je tiens donc *longicornis* Stein et *piceus* Dollfus pour deux espèces distinctes, et je crois que VERHOEFF (10.1907 *b*, p. 271 ; 16.1910, p. 137 ; 37.1928 *a*, p. 150) a confondu, sous le nom de *longicornis*, des représentants des deux espèces, *longicornis* et *piceus*.

DESCRIPTION. — Afin de prévenir de nouvelles confusions analogues à celles que nous venons de signaler, je crois utile de redonner une description de cette espèce, plus précise que celle qui fut donnée par DOLLFUS.

Longueur. — ♂ : 10 × 4^{mm},5 ; ♀ : 11-12 × 5 millimètres.

Coloration. — *Mâle :* brun foncé ; les zones de linéoles blanches des tergites sont bien visibles et séparées par une ligne médiane brun foncé ; un trait blanc à la limite du pleurépimère. Pleurépimères pigmentés à l'exception de la pointe, qui reste claire. Telson et pleon entièrement pigmentés.

Femelle : même coloration, mais plus claire, souvent marbrée.

Variété mélanique. — Les individus des deux sexes recueillis sur la Velez Planina, à une altitude de 1 200-1 400 mètres, sont complètement noirs, à l'exception de quelques linéoles brunâtres visibles sur le milieu des tergites et de la pointe des pleurépimères qui reste claire. Cette variété mélanique est probablement corrélative de l'altitude élevée à laquelle vivent ses représentants.

Caractères tégumentaires. — Au binoculaire, le corps apparaît parfaitement glabre. Des granulations fines et nombreuses sur toute la face dorsale du corps jusqu'à la base du telson ; ces granulations sont particulièrement apparentes sur les pereionites V à VII ; elles sont beaucoup plus fines sur les pereionites antérieurs et les pléonites.

Au microscope, les téguments apparaissent recouverts d'écailles et de soies-écailles de type tout à fait normal.

Les champs glandulaires (fig. 23) sont ovoïdes, éloignés de la marge ; ils renferment de 16 à 18 pores.

Cephalon (fig. 24). — Pas de lobe médian ; lobes latéraux petits. Front orné d'un petit tubercule saillant.

Pereion. — Pereionites légèrement sinués en arrière, pourvus d'un angle modérément saillant vers l'arrière. Processus latéraux faiblement individualisés (fig. 23).

Telson (fig. 25). — Telson à pointe bien marquée, présentant à sa face supérieure une dépression ovalaire très nette.

Antenne (fig. 26). — Antennes dépassant légèrement la moitié de la longueur du corps ; repliées vers l'arrière, elles atteignent le milieu du troisième pereionite. L'article 5 est très long. Tous les articles sont mutiques. Le premier article du flagelle mesure deux tiers, le second un tiers de la longueur totale.

Premier pereiopode mâle. — Une brosse de soies serrées sur le carpos, mais non sur le meros. Soies (fig. 27) encadrées de deux lobes écailleux trifides.

Septième pereiopode mâle. — Dépourvu de différenciations sexuelles.

Premier pléopode mâle. — Exopodite de forme caractéristique (fig. 28), couvert d'écailles. Endopodite (fig. 29) à extrémité garnie de quelques soies.

Affinités. — Cette espèce appartient probablement, ainsi que je l'ai exposé ailleurs (Vandel, 1945 *b*), au groupe que j'ai désigné sous le nom de *Groupe dispar*. Mais *P. piceus* représente un type beaucoup plus évolué que *dispar* Verhoeff, en particulier quant à son système glandulaire.

Porcellio narentanus Verhoeff 1907.

Stations. — 1° Velez Planina, près de la bergerie ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 1 200-1 400 mètres. — 3.VIII.1936 : 1 ♀.

2° Source de la Buna (Vrelo Buna), près du village de Blagaj ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 100 mètres. — 25.VII.1936 : 1 ♂ de petite taille (7 millimètres), albinos, complètement dépigmenté, à yeux rosâtres.

3° Ponor de la Zalomska reka, à 300 mètres au sud du hameau de Biograd ; opstina de Zovi Do ; srez de Nevesinje (Herzégovine). Altitude : 825 mètres. — 31.VII.1936 : 1 ♀ ovigère.

Cette espèce est très voisine de *marginalis* Budde-Lund (1879) 1885 (= *rupicursor* Verhoeff 1907). Les caractères différentiels des deux espèces ont été donnés par Arcangeli (1936, p. 268) et Verhoeff (60.1938, p. 108 et 113). Ces deux espèces doivent être réunies en un groupe commun (Verhoeff, 60.1938, p. 104). Elles sont caractérisées par la forme de la tête, qui est très différente de celle des autres *Porcellio*, et qui présente une certaine ressemblance avec celle des espèces du genre *Cylisticus*. Les caractères sexuels des deux espèces sont également presque identiques.

Cette espèce est propre à l'Herzégovine [Dollfus, 1896 (sous le nom de *marginalis*) ; Verhoeff, 10.1907 *b* ; Arcangeli, 1936]. L'espèce voisine, *marginalis* B.-L., est au contraire cantonnée en Istrie et en Croatie.

Porcellio narentanus subsp. *bilecensis* n. subsp.

Station. — Bileca (Bilek) (Herzégovine) ; sous des planches pourries, dans un jardin. — 15.VIII.1936 : 1 ♀ ovigère.

Cet individu m'a paru assez différent du type pour justifier la création d'une sous-espèce. Voici ses caractères :

Longueur. — 11 × 5mm,5.

Coloration. — Noir uniforme ; *noduli laterales* bien visibles.

Caractères tégumentaires. — Semblables à ceux du type.

Cephalon. — Lobe médian à sommet plus obtus, moins nettement anguleux que chez le type ; carène frontale effacée ; lobes latéraux à bord externe épaissi et réfléchi.

Pereion. — Bord postérieur des premiers pereionites moins nettement sinué que chez le type.

Telson. — Pointe plus courte que chez le type.

Porcellio lævis Latreille, 1804.

Stations. — 1° Skaljari, banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 1 ♂, 5 ♀, dont 2 ovigères.

2° Spilia Paparados, près de Naousa ; nomos de Salonique (Macédoine grecque). — 25.VIII.1933 : 2 ♂, 4 ♀ ovigères, 5 *pulli*.

3° Kalabaka (Thessalie). — 2.IX.1933 : 15 ♀, dont 7 ovigères.

4° Nea Philadelphia, dans la banlieue d'Athènes (Attique). — 6.IX. 1933 : 4 ♂, 6 ♀, dont 1 ovigère.

Porcellio scaber Latreille, 1804.

Stations. — 1° Plevlje (Sandjak de Novi-Bazar). Altitude : 760 mètres. — 24.VII.1933 : 2 ♀ ovigères.

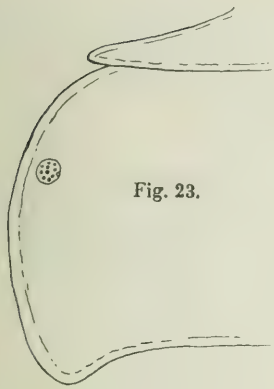
2° Uglo ; opstina de Budzevo ; srez de Sjenica (Sandjak de Novi-Bazar). — 6.VIII 1933 : 6 ♂, 14 ♀, dont 9 ovigères.

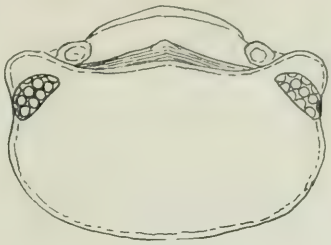
M. le professeur Remy avait déjà récolté cette espèce lors de sa première exploration du Sandjak de Novi-Bazar, aux environs de Sjenica (Verhoeff, 49.1933, p. 63). C'est là une découverte intéressante, car le Sandjak de Novi-Bazar constitue la seule région balkanique dans laquelle ait été récoltée cette espèce. *P. scaber* est, en effet, une espèce d'origine atlantique (Vandel, 1945 *b*), qui fait à peu près complètement défaut dans la région méditerranéenne et devient rare dans l'Est de l'Europe. La présence de *P. scaber* dans le Sandjak s'explique probablement par le climat tempéré de cette région balkanique, conséquence de son altitude élevée.

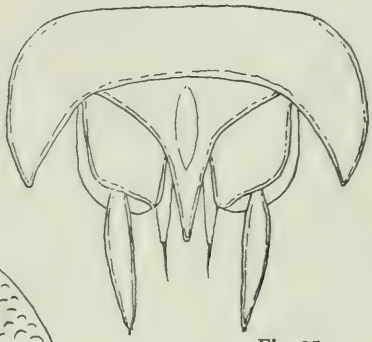
Porcellio (Haloporcellio) lamellatus.

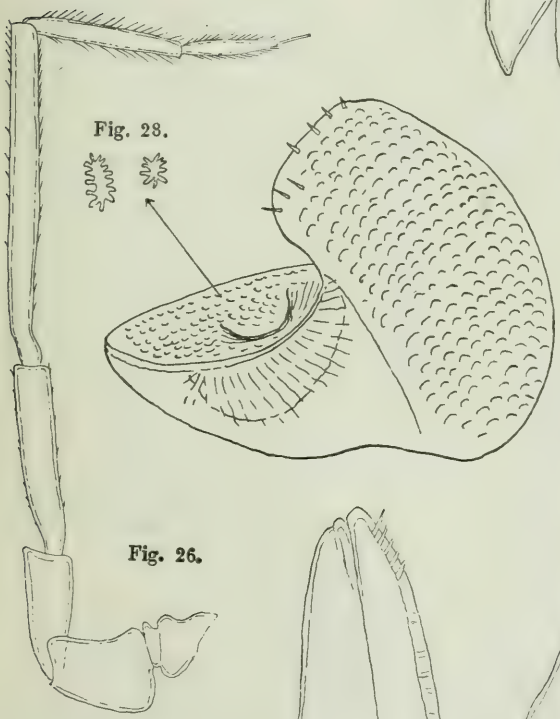
(Uljanin) Budde-Lund (1879) 1885.

Station. — Skaljari, banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX. 1936 : 1 ♂, 1 ♀.









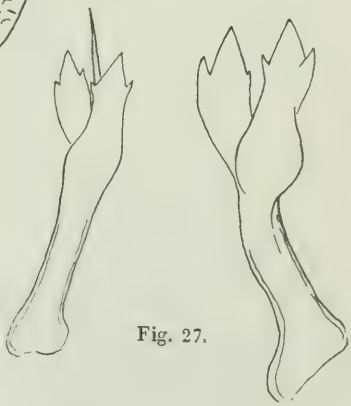


Fig. 23. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Moitié gauche du second pereionite, montrant le champ glandulaire et le processus latéral.
Fig. 24. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Céphalon.
Fig. 25. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Telson et uropodes.
Fig. 26. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Antenne.
Fig. 27. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Soies du carpos du premier pereiopode mâle.
Fig. 28. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Exopodite du premier pléopode mâle.
Fig. 29. — *Porcellio piceus* Dollfus. — Extrémité de l'endopodite du premier pléopode mâle.

FAMILLE DES *ARMADILLIDIIDÆ* Brandt 1833.

Armadillidium apfelbecki Dollfus 1896.

Station. — Kobilja Glava, sous des pierres, dans des pâturages broussailleux ; opstina d'Avtovac ; srez de Gacko (Herzégovine). — 25.VIII. 1936 : 9♂, 8♀.

Cette espèce fait partie du groupe que je désigne sous le nom de *groupe*

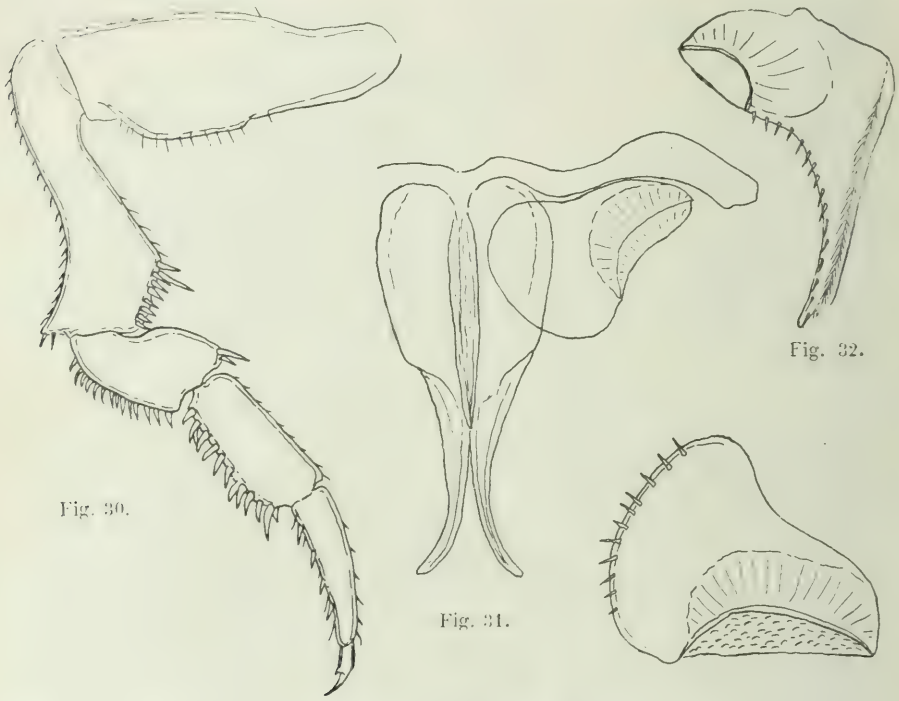


Fig. 30. — *Armadillidium apfelbecki* Dollfus. — Septième pereiopode mâle.
Fig. 31. — *Armadillidium apfelbecki* Dollfus. — Premier pléopode mâle ; à droite, exopodite plus grossi.
Fig. 32. — *Armadillidium apfelbecki* Dollfus. — Exopodite du second pléopode mâle.

pictum [*Duplocarinatæ* de Verhoeff ; groupes *pulchellum* et *bicurvatum* de Strouhal (1)].

Les caractères sexuels mâles de cette espèce n'ayant jamais été décrits, je crois utile d'en fournir trois figures (fig. 30, 31 et 32). L'ischion du septième pereiopode mâle est très fortement arqué et prolongé, du côté

(1) La distinction, postulée par Strouhal (1927), entre un groupe *pulchellum*, qui renferme des formes lisses, et un groupe *bicurvatum* comprenant les formes granulées, ne me paraît pas justifiée. Certaines espèces, telles qu'*apfelbecki*, qui sont légèrement granulées, constituent le terme de passage entre les deux types.

interne et distal, en une pointe saillante. Le meros et le carpos sont garnis d'une bosse serrée de fortes soies.

Cette espèce peuple la Bosnie, l'Herzégovine et le Sud de la Dalmatie.

Armadillidium atticum Strouhal 1929.

Station. — Météores (Thessalie) ; ravin nord du Platys-Lithos. — 1.IX. 1933 : 11 ♂, 10 ♀.

Cette espèce, qui fait partie du groupe *maculatum* (1), est largement répandue en Grèce et dans les îles adjacentes.

Armadillidium klugi Brandt 1833.

Stations. — 1° Velez Planina, près de la bergerie ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 1 200-1 400 mètres. — 3.VIII. 1936 : 18 ♂, 11 ♀, 1 ⚥, 4 *pulli*.

L'hermaphrodite est probablement un mâle, mais dont les caractères sexuels sont réduits.

2° Sabadinska pecina pod Ravnicama, à gauche de la route Mostar-Nevesinje, à 500 mètres avant le hameau de Zelcic ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 560 mètres. — 25.VII.1936 : 32 ♂, 57 ♀.

3° Prsjecenica pecina, à gauche de la route Mostar-Nevesinje, près du kilomètre 74 ; opstina de Blagaj ; srez de Mostar (Herzégovine). Altitude : 680 mètres. — 2.VIII.1936 : 10 ♂, 14 ♀.

4° Pecina kod Ponikve, en bordure du Dabarsko Polje, à 5 kilomètres de la gendarmerie de Divin ; opstina de Divin ; srez de Bileca (Herzégovine). Altitude : 500 mètres. — 20.VIII.1936 : 1 ♂, 1 ♀.

5° Koritnik, sur le contrefort de la Baba Planina ; opstina d'Avtovac ; srez de Gacko (Herzégovine). Altitude : 1 500 mètres. — 24.VIII.1936 : 2 ♂, 3 ♀.

6° Suscepan, près de Castelnuovo (Ercegnovi), sur les bouches de Cattaro ; opstina d'Ercegnovi ; Boko Kotorski srez (Dalmatie). Altitude : 280 mètres. — 1.IX.1936 : 1 ♂.

Variétés de couleurs. — On sait depuis longtemps (Dollfus, 1896 ; Verhoeff, 9.1907 *a* ; Strouhal, 1927, 1928 ; Arcangeli, 1931) que cette espèce présente de nombreuses variétés de couleur. Le nombre de taches est variable, en particulier sur le pleon. Les taches peuvent disparaître et l'animal prend une coloration noirâtre uniforme. Les pleurépimères sont parfois parcourus par une bande claire continue (var. *pustulatum* Koch = *saxorum* Verh.). Parfois, les parties claires sont colorées par un pigment jaune ou rouge vif (var. *astrigerum* Koch).

Dans le matériel que j'ai étudié, j'ai remarqué que ce sont les formes

(1) On ne saisit pas la raison pour laquelle Verhoeff (58.1936 *b*, p. 2) inclut cette espèce dans un groupe *peloponesiacum*, dont il ne définit d'ailleurs pas les caractères.

d'altitude qui présentent les variations de couleur les plus fréquentes. C'est dans les récoltes faites sur la Velez Planina et la Baba Planina, à des altitudes variant entre 1 200 et 1 500 mètres, que j'ai rencontré tous les types de coloration précédemment signalés. Les individus de moyenne et de basse altitude présentent une coloration beaucoup plus uniforme et normale.

Caractères sexuels secondaires males. — Il est curieux de remarquer que les caractères sexuels mâles de cette espèce, si fréquemment signalée, n'aient jamais été décrits ni figurés.

Le septième pereiopode mâle (fig. 33) présente un ischion *droit*, dont le

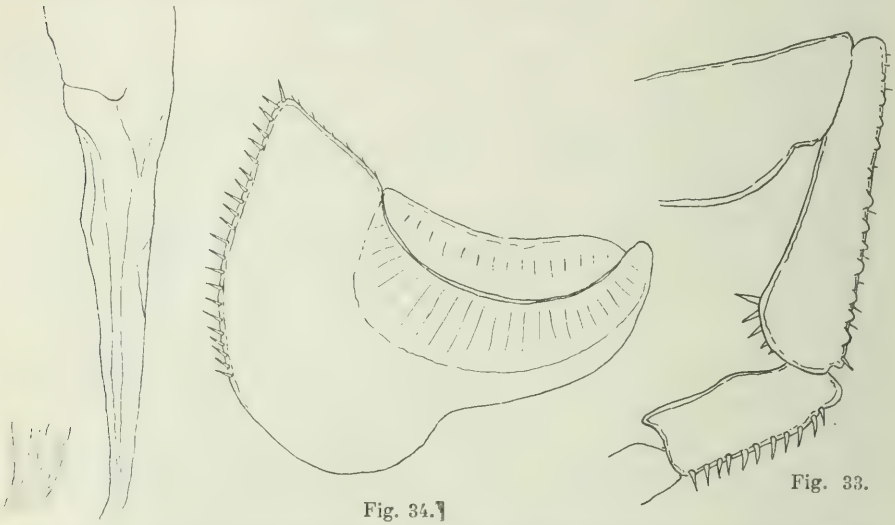


Fig. 33. — *Armadillidium klugi* Brandt. — Ischion et meros du septième pereiopode mâle.
Fig. 34. — *Armadillidium klugi* Brandt. — Premier pléopode mâle.

bord externe est garni de verrues chitineuses, comme c'est la règle chez les espèces du groupe *maculatum* (Verhoeff, 45.1931 *a*, p. 516) ; la face interne de l'ischion est dépourvue de fossette pilifère et porte seulement quelques soies éparses.

Les cinquième et sixième paires de pereiopodes mâles présentent des différenciations analogues à celles d'*A. vulgare*, mais moins marquées. Le meros et le carpos sont élargis et portent des soies plus nombreuses et plus larges que celles qui garnissent les articles correspondants de la femelle.

Le premier pléopode mâle (fig. 34) possède un endopodite droit dont l'extrémité se termine en une pointe anguleusement dirigée vers l'extérieur.

Répartition. — Cette espèce est très commune en Dalmatie, en Herzégovine et au Monténégro, ainsi que dans les îles de la côte adriatique

(Rogenhofer, 1908). Au nord-ouest, elle atteint l'île de Pasman, près de Zara (Zadar) (Strouhal, 1928). Au nord, elle pénètre peut-être en Bosnie ; sa présence, signalée par Dollfus (1896), demanderait à être vérifiée. Au sud, son existence en Albanie, mentionnée par Budde-Lund (1896, p. 40) et Arcangeli (1931), n'est pas certaine (Verhoeff, 10.1907 *b*, p. 277 ; Strouhal, 1928, p. 201) ; ces mentions reposent peut-être sur une confusion faite avec d'autres espèces, telles qu'*albanicum* Verhoeff.

Place dans la classification. — Cette espèce fait partie du groupe *macu-*

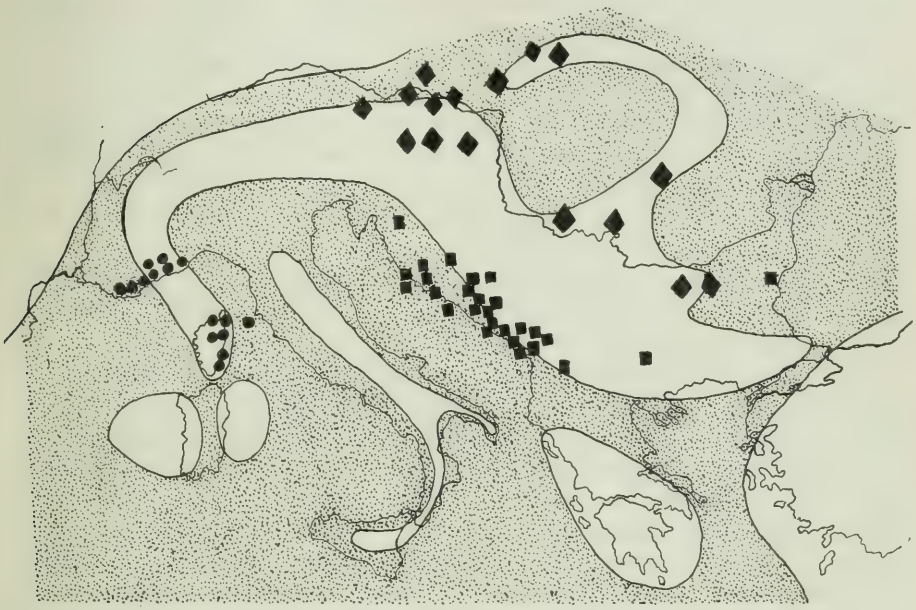


Fig. 35. — Carte de répartition des espèces d'*Armadillidium* du groupe *maculatum* (à l'exception de la sous-espèce *simoni assimile* B.-L.). On a figuré en blanc les parties émergées, et en pointillé les régions immergées, au miocène inférieur et moyen (d'après la carte de Furon, 1941, fig. 132, p. 487). Les cercles correspondent aux stations du groupement occidental ; les carrés, à celles du groupement adriatique ; les losanges, à celles du groupement danubien.

latum, comme l'a reconnu Strouhal (1927, 1928). J'ai rappelé, dans un autre travail (Vandel, 1945 *b*), les caractères essentiels de ce groupe. Je n'y reviendrai pas.

*Répartition des espèces d'*Armadillidium *du groupe* maculatum. — La répartition des espèces du groupe *maculatum* est absolument remarquable (1).

A l'heure actuelle, ce groupe, que ses caractéristiques morphologiques conduisent à considérer comme homogène, est réparti en trois aires géographiques distinctes (fig. 35).

Un premier groupement, occidental, comprend cinq espèces : *simoni*

(1) Elle rappelle, par certains points, la répartition des espèces du genre *Alpioniscus*, dont il a été parlé plus haut.

Dollfus (1), *esterelanum* Dollfus, *maculatum* Risso, *vizzavonense* Verhoeff et *quinquepustulatum* B.-L. Les espèces de ce premier groupement [si l'on excepte *simoni assimile* B.-L., qui s'est étendu secondairement le long du rivage méditerranéen jusqu'au Portugal (Vandel, 1945 *b*)], sont propres aux régions tyrrhéniennes : massifs des Maures et de l'Estérel, Alpes-Maritimes, Corse, île d'Elbe.

Un second groupement, adriatique et nord-balkanique, renferme sept espèces : *klugi* Brandt, *flavoscutatum* Strouhal, *cetinjense* Strouhal, *versicolor* Stein, *narentanum* Verhoeff, *albomarginatum* Verhoeff et *bulgaricum* Frankenberger. Ces espèces peuplent les régions qui bordent l'Adriatique : la Croatie, la Dalmatie, l'Herzégovine, le Monténégro, l'Albanie, et plus à l'est, la Bulgarie.

Enfin, un troisième groupement présente une répartition essentiellement danubienne. Il ne comprend qu'une seule sous-espèce : *versicolor quinqueseriatum* Verhoeff. Cette forme présente une vaste distribution : elle peuple les Alpes orientales, la basse Autriche, les Carpathes, les Alpes de Transylvanie et le Balkan bulgare.

On remarque que de larges hiatus séparent ces trois aires de répartition. En particulier, aucun représentant du groupe *maculatum* n'existe en Italie du Nord, en Istrie et en Carniole.

L'explication de cette distribution, au premier abord aberrante, est offerte, avec une parfaite clarté, par la paléogéographie.

Les *Armadillidium*, si l'on excepte quelques espèces à grand pouvoir de dispersion (*Expansionsarten* des auteurs de langue allemande), telles que *vulgare*, *granulatum*, *nasatum*, etc., sont, à l'ordinaire, des formes extrêmement sédentaires qui ne s'éloignent point de leur centre d'origine. C'est le cas pour toutes les espèces du groupe *maculatum*, à l'exception de la sous-espèce *simoni assimile* (Vandel, 1945 *b*). Il suffira donc de reporter sur une carte les stations des différentes espèces du groupe pour obtenir une image assez précise de leur centre d'origine. Or une telle carte révèle (fig. 35) que l'aire de répartition de ce groupe coïncide à peu près exactement avec l'arc alpin tel qu'il existait au miocène. Ce groupe a dû se différencier, à cette époque, sur les terres correspondant au soulèvement alpin et ne s'en sont que très faiblement éloignées par la suite. Ces espèces, nées au miocène, dans un climat chaud, sont restées essentiellement thermophiles. Elles ont donc conservé, depuis leur apparition, une grande stabilité d'habitat et d'exigences écologiques.

Cette interprétation de l'origine du groupe rend compte de la façon la plus aisée de toutes les particularités de leur distribution actuelle.

La présence de *versicolor quinqueseriatum* dans les Alpes de Transylvanie et dans les Carpathes, que l'on aurait pu attribuer à une invasion secondaire et récente de ces massifs montagneux, représente, au contraire, la persistance de l'espèce dans un de ses centres d'origine.

L'absence de tout représentant du groupe en Italie du Nord s'explique

(1) Pour la synonymie très compliquée de cette espèce, se reporter à mon mémoire antérieur (Vandel, 1945 *b*).

aisément par le fait que toute cette partie de la péninsule était recouverte au miocène par les eaux marines.

L'absence du groupe *maculatum* dans les Alpes occidentales représente très vraisemblablement une disparition secondaire. Ces espèces, essentiellement thermophiles, n'ont pas pu résister aux conditions rigoureuses créées dans les Alpes par les glaciations quaternaires. La persistance d'une petite colonie de *versicolor quinqueseriatum*, au lac de Gmunden, dans le Salzkammergut (Verhoeff, 18.1917, p. 353; 70.1942 *a*, p. 198; 76.1941 *b*, p. 456), représente l'ultime reliquat de cet ancien peuplement alpin. Par contre, le groupe se retrouve, avec une étonnante richesse de formes et une grande abondance d'individus, dans les Alpes-Maritimes et les massifs montagneux adjacents, qui, en raison de leur climat chaud, sont éminemment favorables au développement des représentants de cette lignée d'*Armadillidium*.

Armadillidium vulgare (Latreille, 1804).

Stations. — 1° Forêt de Bisina, près de la route de Mostar à Nevesinje, à la hauteur du kilomètre 60 ; sous les pierres de la hêtraie (Herzégovine). Altitude : 900-1 000 mètres. — 6.VIII.1936 : 4 ♂, 2 ♀.

2° Suscepan, près de Castelnuovo (Ercegnovi), sur les bouches de Cattaro (Dalmatie). Altitude : 280 mètres. — 1.IX.1936 : 1 ♀.

3° Skaljari, banlieue de Cattaro (Kotor) (Dalmatie). — 3.IX.1936 : 7 ♂, 10 ♀.

4° Météores (Thessalie). Altitude : 400 mètres. — 1.IX.1933 : 6 ♂, 10 ♀, dont 3 ovigères.

5° Nea Philadelphia, dans la banlieue d'Athènes (Attique). — 6.IX.1933 : 3 ♂, 4 ♀.

CONCLUSIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

La faune isopodique des Balkans, au moins celle de la Dalmatie, de la Bosnie et de l'Herzégovine, est l'une des mieux connues de l'Europe. Le petit nombre de formes nouvelles rencontrées dans les collections, cependant si riches, rassemblées par M. le professeur Remy en est une preuve incontestable. C'est dire que l'on dispose aujourd'hui d'une documentation abondante et précise qui permet de tenter un essai de synthèse générale et de retracer les voies de peuplement qui ont donné naissance à la faune isopodique balkanique.

Il convient de remarquer, en premier lieu, que tous les éléments d'une faune ne sauraient être également retenus par le biogéographe. Les formes les plus stables, les plus casanières, fournissent les indications les plus précieuses. Par contre, il conviendra d'éliminer, dans toutes les considérations d'ordre biogéographique, non seulement les espèces cosmopolites et anthropophiles, telles que *Metoponorthus pruinosus*, *Porcellio*

lævis, *P. dilatatus*, *Armadillidium vulgare*, etc., mais encore les espèces qui ont manifestement dépassé les limites d'expansion du genre. Ce sont les espèces que les auteurs de langue allemande désignent par le terme d'*Expansionsarten*. On peut citer comme exemples : *Hyloniscus riparius*, *Androniscus dentiger*, *Haplophthalmus mengei*, *H. danicus*, *Philoscia muscorum*, *Tracheoniscus rathkei*, *T. ratzeburgi*, *Cylisticus convexus*, *Agabiformius lentus*, *Leptotrichus panzeri*, *Armadillidium nasatum*, *A. granulatum*, etc.

La plupart des halophiles (*Tylos latreillei*, *Ligia italica*, plusieurs espèces d'*Armadilloniscus* et d'*Halophiloscia*, *Haloporcellio lamellatus*) se sont largement répandus le long des côtes méditerranéennes et n'apportent au biogéographe de données utiles que lorsqu'il envisage de vastes ensembles.

Enfin, certains myrmécophiles, tels que *Platyarthrus hoffmannseggi*, ont acquis, du fait de leur mode de vie, une répartition extrêmement étendue.

Ces remarques faites, il convient de procéder à la recherche de l'origine des divers éléments de la faune balkanique. Ces origines sont multiples, comme c'est la règle pour toutes les faunes européennes.

1° Il y a longtemps déjà que Dahl (1916) et Verhoeff (18.1917) ont reconnu l'existence, dans la faune européenne, d'éléments occidentaux et d'éléments orientaux. Les éléments occidentaux sont aujourd'hui bien connus, en raison des connaissances précises que nous avons acquises sur la faune atlantique ou lusitanienne (Vandel, 1945 *b*). Ces éléments ont pris naissance sur la Meseta ibérique et le Nord-Ouest de l'Afrique.

Ces éléments d'origine occidentale sont rares dans les Balkans. La plupart des genres d'origine atlantique y font complètement défaut ; c'est le cas des genres *Trichoniscoïdes*, *Scotoniscus*, *Miktoniscus*, *Oniscus*.

Les Porcellionides bitrachéates ont une origine africaine (Vandel, 1946). Ils sont, en Europe, beaucoup plus abondamment représentés dans les régions occidentales que dans les contrées orientales. C'est ainsi que le centre d'origine du genre *Metoponorthus* paraît être la moitié occidentale de l'Afrique du Nord ; il a donné naissance, en ces régions, à de très nombreuses espèces. Dans les Balkans, il n'est représenté que par deux ou trois espèces : *pruinosus* Brandt, qui, autant qu'on en puisse juger, paraît originaire de la Méditerranée orientale, où il a donné naissance à de nombreuses sous-espèces ; *myrmecophilus* Stein, qui se rattache au type *pruinosus*, et *sikinus* Strouhal, qui paraît extrêmement voisin de *myrmecophilus*.

Le grand genre *Porcellio* présente une répartition essentiellement occidentale et nord-africaine. Parmi les espèces d'origine certainement atlantique, nous retiendrons le fait très curieux que l'une d'elles, *Porcellio scaber*, existe dans les Balkans, mais cantonnée dans une région montagneuse très limitée, le sandjak de Novi-Bazar.

Cependant, certains groupes d'espèces de *Porcellio* se sont largement répandus dans la région méditerranéenne et ont gagné la moitié orientale. Néanmoins, le nombre de formes orientales reste bien inférieur à celui des formes occidentales. Parmi elles, nous pouvons citer les espèces du groupe

marginalis, propres à la région adriatique (Verhoeff, 60.1938), et celles du groupe *flavomarginatus*, cantonnées en Méditerranée orientale, principalement dans la mer Égée (Strouhal, 1929 *b*, 1937 *b*). Le genre *Agabiformius* paraît également avoir pris naissance en Méditerranée orientale.

2° La *Tyrrhénide* a constitué, au début du Tertiaire, un centre d'évolution extrêmement important pour les Isopodes. Il ne semble pas qu'aucune des formes typiquement tyrrhéniennes (*Helleria*, *Nesiotoniscus*, *Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Tiroloscia*) ait passé dans les Balkans. Les migrations isopodiques ont conduit la faune tyrrhénienne vers le nord et vers l'ouest, mais non vers l'est, ce dont la paléogéographie tertiaire rend compte aisément.

3° L'*arc alpin* (1) qui a surgi à l'oligocène a constitué un centre d'évolution pour de nombreux groupes d'Isopodes terrestres. Le fait est prouvé par la distribution d'un grand nombre d'espèces dont la répartition actuelle coïncide à peu près exactement avec l'arc alpin, tel qu'il existait au miocène. Nous en avons déjà cité deux exemples : celui d'*Alpioniscus* (fig. 1) et celui des espèces d'*Armadillidium* appartenant au groupe *maculatum* (fig. 35). C'est encore le cas de *Mesoniscus*, dont l'aire de répartition, aujourd'hui fragmentée (espèce relique), couvre une grande partie de l'arc alpin.

Enfin, on est conduit à admettre que tous les *Trichoniscidæ*, à l'exception des genres atlantiques et tyrrhéniens cités plus haut, ont dû prendre naissance sur l'arc alpin. A vrai dire, la répartition des genres de *Trichoniscidæ* est rarement aussi schématique que celle d'*Alpioniscus*.

Certains genres n'occupent qu'une portion de l'arc alpin. C'est ainsi que le genre *Androniscus* est limité à la moitié occidentale de l'arc, et le genre *Hyloniscus*, à la moitié orientale (nous avons dit plus haut que les espèces « expansives », telles que *A. dentiger* et *H. riparius*, devaient être éliminées des listes utilisées par le biogéographe). *Titanethes* ne dépasse pas les limites de la région adriatique.

Inversement, d'autres groupes à pouvoir de dispersion plus puissant ont franchi les bornes de l'habitat originel. C'est le cas pour le genre *Trichoniscus* s. str. (= *Spiloniscus* Racovitza), qui atteint à l'ouest le Portugal, au sud l'Algérie et au nord la Scandinavie. Cependant, comme la plupart des espèces de ce genre sont propres aux régions alpines, il paraît raisonnable de voir dans l'arc alpin le centre d'origine de ce genre.

Le genre *Haplophthalmus* s'est répandu dans toute la région méditerranéenne. Mais c'est probablement là une condition secondaire et assez récente. En effet, tous les autres genres de la sous-famille des *Haplophthalminæ* sont propres à l'arc alpin, qu'ils peuplent depuis les Alpes du Dauphiné à l'ouest, jusqu'à la Bulgarie à l'est, à Corfou et à l'Épire au sud.

Il apparaît ainsi que les *Trichoniscidæ*, à l'exception de quelques genres

(1) Nous entendons par arc alpin non seulement les Alpes, mais toutes les régions intéressées par les plissements alpins.

atlantiques et tyrrhéniens, ont dû prendre naissance sur l'arc alpin, au cours du miocène.

4° Il convient d'envisager enfin les formes d'origine orientale qui représentent naturellement l'élément le plus nombreux dans les Balkans. Ces formes sont arrivées d'Asie, et quelques-unes de plus loin encore, car, à travers l'Asie, elles sont venues du continent de Gondwana. Ce continent paraît représenter, en effet, le centre d'origine initial des *Oniscoidea* (Vandel, 1946).

C'est le cas pour le genre *Ligidium*, dont on connaît un représentant en Extrême-Orient (*L. japonicum* Verh.), et qui dérive probablement du genre australien *Ligidioides* Wahrb.

C'est le cas également pour le genre *Chætophiloscia* Verh., qui est identique au genre *Lævophiloscia* Wahrb., dont les différentes espèces sont répandues sur les terres baignées par le Pacifique.

Tous les Porcellionides quinquetrachéates ont, à l'opposé des Porcellionides bitrachéates, une origine orientale. C'est la raison pour laquelle ils sont particulièrement bien représentés dans les Balkans. Le fait est évident pour le genre *Protracheoniscus*, dont la majorité des espèces sont propres à l'Asie. Le genre *Tracheoniscus* dérive très probablement, par évolution orthogénétique et allométrique, du genre *Protracheoniscus*. Il a dû prendre naissance en Asie occidentale et en Europe orientale, où sont encore cantonnées aujourd'hui la majorité des espèces.

Enfin, le genre *Armadillo* est certainement d'origine orientale. Les quelques espèces qui peuplent le bassin méditerranéen représentent la dernière vague du flot qui, parti du continent de Gondwana, a recouvert à peu près toute la surface du globe de représentants de la famille des *Armadillidæ*.

5° La faune isopodique du Nord des Balkans se relie sans aucune difficulté non seulement à la faune des Alpes et des Carpathes, mais encore à celle de l'Europe centrale. On ne saurait guère douter que les Isopodes de l'Europe centrale ne tirent, pour la plupart, leur origine de la faune balkanique.

Par contre, si l'on confronte la faune des régions septentrionales des Balkans avec celle de la Grèce (à l'exception des provinces septentrionales) et des îles de la mer Égée, on est frappé du contraste qui apparaît entre elles. Le fait a été clairement mis en évidence par Strouhal (1929 *a*, p. 58-60). Les espèces communes aux deux régions sont peu nombreuses ; ce sont, pour la plupart, des formes à large dispersion. La faune grecque est beaucoup moins variée que celle du Nord des Balkans et bien moins riche en types d'organisation. Le Sud de la presqu'île balkanique semble avoir été le centre d'une micro-évolution intéressant un petit nombre de types génériques. C'est la raison pour laquelle le nombre des espèces endémiques y est fort élevé (65 p. 100, d'après Strouhal).

Parmi les types les plus caractéristiques de cette région, il faut citer, en premier lieu, le genre *Armadillidium*. Il est représenté, en Grèce et dans les îles de la mer Égée, par un nombre très élevé d'espèces, voisines

mais cependant distinctes. C'est la raison pour laquelle les isopodologues (Verhoeff, 8.1902, p. 241 ; 9.1907 *a*, p. 461-462 ; 58.1936 *b*, p. 2 ; 73.1941 *a*, p. 113; 1942 *b*, p. 471 ; Strouhal, 1928, p. 186 ; 1929 *a*, p. 59 et 61 ; 1929 *b*, p. 38-39; 1937 *a*, p. 65) ont admis depuis longtemps que c'est dans ces régions qu'il convient de placer le centre d'origine du genre *Armadillidium*. Ce genre a dû prendre naissance à partir d'une strate armadillidienne plus ancienne, la lignée éluméenne (Vandel, 1944). Ce genre se serait par la suite répandu, à partir du centre originel, dans toute la région méditerranéenne et dans la plus grande partie de l'Europe. Certains groupes d'espèces, tels que le groupe *granulatum*, ont encore la majorité de leurs espèces groupées dans la région égéidienne.

C'est dans la même région, ainsi qu'en Asie occidentale, qu'il faut rechercher le centre d'origine du genre *Schizidium*, qui fait, par contre, complètement défaut dans les Balkans proprement dits.

Enfin, la différenciation, à l'intérieur du genre *Porcellio*, du groupe d'espèces *flavomarginatus* a certainement eu lieu dans la région égéidienne.

Le contraste entre la faune des Balkans proprement dits et celle de la Grèce n'est pas spécial aux Isopodes terrestres. On l'observe pour d'autres groupes zoologiques, en particulier les Coléoptères (Jeannel, 1942, p. 365).

Les biogéographes (Furon, 1941 ; Jeannel, 1942) ont rendu compte de ce contraste en se fondant sur les observations des géologues (Suess, 1902, p. 430-431 ; Haug, 1911, p. 1676), qui ont établi l'existence d'un *sillon transégéen* ayant divisé, pendant la plus grande partie du tertiaire, l'Égéide en deux moitiés : une Égéide septentrionale et une Égéide méridionale. Ce bras de mer se serait opposé aux migrations des faunes terrestres d'une Égéide à l'autre.

Si l'on essaie d'interpréter les particularités de la répartition des Isopodes balkaniques à la lumière de cette hypothèse, on est conduit à voir, dans le sillon transégéen, non une barrière infranchissable, mais bien plutôt un frein, qui a ralenti les migrations égéidiennes, ou mieux encore un filtre qui n'a laissé passer que certains groupes, à l'exclusion des autres. Ce sillon a dû être interrompu à certaines époques (1) ou occupé par des îles qui facilitaient le passage d'une rive à l'autre.

Il est bien certain, en effet, que les *Armadillidium* se sont répandus en Europe bien avant le moment où le sillon transégéen a définitivement disparu, c'est-à-dire à la fin du miocène (pontien). C'est le cas, en particulier, pour le groupe *maculatum*, dont la distribution évoque irrésistiblement une distribution d'âge miocène (fig. 35). Or, si l'on reconnaît dans l'Égéide méridionale le centre d'origine des *Armadillidium*, on doit en conclure que la lignée armadillidienne a dû franchir le sillon transégéen au moment de la surrection de l'arc alpin, c'est-à-dire à la fin de l'oligocène ou au début du miocène.

De même, on ne saurait guère douter que le centre d'origine du genre

(1) Ce que semble justifier son peu de profondeur attesté par la faune de type néritique qui y vivait.

Porcellio ne soit à rechercher dans les Meseta ibérique et marocaine et dans le massif bético-rifain. Les espèces du groupe *flavomarginatus* ont dû arriver en Égéide méridionale à une époque suffisamment ancienne pour permettre la riche différenciation de ce groupe. Il a donc fallu que quelque communication s'établisse entre les Égéides méridionale et septentrionale avant la disparition du sillon transégéen.

On est donc conduit à reconnaître dans le sillon transégéen plutôt un facteur freinateur qu'un obstacle infranchissable. A l'autre extrémité de la région méditerranéenne, les détroits variés, qui ont réuni au cours de l'époque tertiaire la Méditerranée à l'Atlantique, ont joué un rôle analogue. Ils n'ont jamais interdit, de façon absolue, les migrations entre le Nord de l'Afrique et l'Europe. C'est ce que prouvent les affinités extrêmement étroites que met en évidence l'examen comparé des faunes isopodiques du Maroc, de l'Espagne méridionale et de la moitié sud du Portugal (Vandel, 1945 *b*).

BIBLIOGRAPHIE

1933. Absolon (K.). — O Temnostnich Balkànskych Titanethech. (*Zylastni otisk z Casopisu « Priroda »*, Roc. XXVI, cislo A, 3, p. 1-5, 2 fig.).

1929. Arcangeli (A.). — Ricerche faunistiche nelle Isole Italiane dell' Egeo. Isopodi (*Archiv. Zool. Ital.*, XIII, p. 259-268, 4 fig.).

1931. Arcangeli (A.). — Isopodi terrestri raccolti in Albania dal Dott. Pietro Parenzan (*Atti d. Accad. Sc. Veneto-trentino-istriana.*, Ser. III, XXII, p. 79-85, Tav. II).

1934. Arcangeli (A.). — Nuovi Contributi alla Conoscenza della Fauna delle Isole dell' Egeo. III, Isopodi terrestri (*Boll. d. Labor. d. Zool. Gen. agra. d. R. Ist. sup. agr. d. Portici*, XXVIII, p. 37-69, 41 fig.).

1936. Arcangeli (A.). — Isopodi terrestri : correzioni, aggiunto, critiche (*Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. d. R. Univ. Torino*, XLV, p. 259-279).

1938. Arcangeli (A.). — *Titanethes albus* Schiödte e *Titanethes dahli* Verhoeff appartengono alla stessa specie che puo avere o no organi simbiotici o micetomi nel sesso maschile (*Crostacei isopodi terrestri*) (*Atti d. R. Accad. d. Sc. d. Torino*, LXXIII, p. 3-11).

1939. Arcangeli (A.). — A proposito di sedicenti ghiandole di *Titanethes* (*Isopodi terrestri*) (*Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino*, Ser. III, XLVII, n° 90, p. 1-4).

1921. Brian (A.). — Note sui Trichoniscidi (*Isopodi cavernicoli*) (Genova, 34 p., Tav. 1-11).

1926. Brian (A.). — Trichoniscidi raccolti in alcune Caverne d'Italia (*Mem. d. Soc. Entomol. Ital.*, V, p. 170-186, Tav. 1-11).

1885. Budde-Lund (G.). — Isopoda terrestria per Familias et Genera et Species descripta (*Hauniæ*, 319 p.).

1896. Budde-Lund (G.). — Landisopoden aus Griechenland von E. v. Œrtzen gesammelt (*Archiv f. Naturg.*, LXII, I, p. 39-48).

1909. Budde-Lund (G.). — Isopoda (I). Land-Isopoden, *in* Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika ausgeführt in den Jahren 1903-1905 von Dr. Leonard Schultze, II, Bd. IX (*Denkschr. d. med. naturw. Gesell. Jena*, p. 53-70, Taf. V-VII).

1916. Dahl (F.). — Die Verbreitung der Landasseln in Deutschland (Eine tiergeographische Studie) (*Mitt. zool. Mus. Berlin*, VIII, p. 149-201).

1934. Demianowicz (A.). — Die Landisopoden (*Isopoda terrestria*) Bessarabiens. II. Teil (*Mém. Acad. Polon. Sc. Lettres, Cl. Sc. Math. Natur. Ser B, Sc. Nat.*, Nr. 6, p. 67-93, 26 fig.).

1896. Dollfus (A.). — Land-Isopoden der Balkanregion (Bosnien, Hercegovina, Serbien und Insel Corfu) im Landesmuseum zu Serajevo (*Wiss. Mitth. Bosnien, Herzegowina*, IV, p. 583-586, 12 fig.).

1901. Dollfus (A.). — Catalogue des Isopodes terrestres de Hongrie appartenant au Muséum national de Budapest (*Termes. Füzet.*, XXIV, p. 143-151, 5 fig.).

1939. Frankenberger (Z.). — Sur un nouvel Isopode cavernicole de la Grèce, *Hellenonethes* g. n. *vejdovskyi* sp. n. (*Vestnik cs. zool. spol. v Praze*, VI-VII, p. 139-146, 8 fig.).

1940 *a*. Frankenberger (Z.). — Ueber zwei neue *Hyloniscus*-Arten von der Balkanhalbinsel (*Zool. Anz.*, CXXX, p. 73-78, 8 fig.).

1940 *b*. Frankenberger (Z.). — Oniscoidea Slovakiæ (*Sbornik entom. odd. Nàr. Musea v Praze*, XVIII, p. 60-69).
1940 *c*. Frankenberger (Z.). — Ke znalosti balkànskych druhu rodu *Porcellium* Dahl (*Sbornik entom. odd. Nàr. Musea v Praze*, XVIII, p. 137-143, 13 fig.).
1941. Frankenberger (Z.). — Isopodes terrestres de la frontière albano-yougoslave (*Bull. intern. Acad. tchèque Sc.*, p. 1-15, 24 fig.).
1940. Frankenberger (Z.) et Strouhal (H.). — Zoogeographische Betrachtungen über die Höhlen-Oniscoideen des nordwestbalkanischen Karstgebietes (*Zool. Jahrb. Abt. System*, LXXIII, p. 443-466, Taf. 6).
1941. Furon (R.). — *La Paléogéographie*, Paris, 530 p., 136 fig., 16 cartes.
1911. Haug (E.). — *Traité de Géologie*, II, Les Périodes géologiques, Paris.
1942. Jeannel (R.). — *La Genèse des Faunes terrestres. Éléments de Biogéographie*, Paris, 514 p., 213 fig., Pl. I-VIII.
1930 *a*. Kesselyak (A.). — Ueber Isopoden (*Zool. Anz.*, XCI, p. 50-66, 24 fig.).
1930 *b*. Kesselyak (Z.). — Faunistisches über Isopoden (*Zool. Jahrb. Abt. System*, LX, p. 239-256, 4 fig.).
1908. Racovitza (E. G.). — Isopodes terrestres (seconde série) [*Biospeologica*, IX; *Archiv. Zool. Expér. Gén.* (4), IX, p. 239-415, Pl. IV-XXIII].
1908. Rogenhofer (A.). — Die zoologische Reise des naturwissenschaftlichen Vereines nach Dalmatien im April 1906. B. Spezieller Teil. 9. Isopoda (*Mitt. naturwiss. Ver. Univers. Wien*, VI, p. 119-121).
1849. Schiödte (J. C.). — Specimen faunæ subterraneæ, Kjöbenhavn.
1859. Stein (J. P. E.). — Einige neue europäische Isopoden-Arten (*Berlin. entomol. Zeit.*, III, p. 260-267).
1927. Strouhal (H.). — Zur Kenntnis der Untergattung *Armadillidium* Verh. (Isop. terr.) (*Zool. Anz.*, LXXIV, p. 5-34, 38 fig.).
1928. Strouhal (H.). — Die Landisopoden des Balkans, 1. Beitrag (*Zool. Anz.*, LXXVI, p. 185-203, 10 fig.).
1929 *a*. Strouhal (H.). — Die Landisopoden des Balkans, 3. Beitrag : Südbalkan (*Zeit. wiss. Zool.*, CXXXIII, p. 57-120, 54 fig.).
1929 *b*. Strouhal (H.). — Ueber neue und bekannte Landasseln des Südbalkans im Berliner Zoologischen Museum (Zugleich 4. Beitrag zur Landisopodenfauna des Balkans) (*Sitzber. Gesell. naturf. Fr. Berlin*, p. 37-80, 53 fig.).
1937 *a*. Strouhal (H.). — Zoologische Forschungsreise nach den Ionischen Inseln und dem Peloponnes, XVIII. Isopoda terrestria, II : *Armadillidiidæ*, *Armadillidæ* (*Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl.*, Abt. I, CXLVI, p. 45-65, 14 fig.).
1937 *b*. Strouhal (H.). — Landisopoden des Dodekanes (*Zool. Anz.*, CXIX, p. 1-11, 6 fig.).
1938. Strouhal (H.). — Oniscoidea Peloponnesi (15. Beitrag zur Landisopodenfauna des Balkans) (*Acta Inst. Mus. Zool. Univers. Athen.*, II, p. 1-56, 31 fig.).
1939 *a*. Strouhal (H.). — Landasseln aus Balkanhöhlen, gesammelt von Prof. Dr. Karl Absolon. 4. Mitteilung (Zugleich, 19. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Zool. Anz.*, CXXV, p. 181-190, 15 fig.).
1939 *b*. Strouhal (H.). — Landasseln aus Balkanhöhlen, in der Sammlung Biospeologica balcanica. 5. Mitteilung : *Illyrionethes* Verh. und *Ægonethes* Frankenb. (Zugleich 20. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Mitteil. Höhl., Karstf.*, p. 114-131, 6 fig., 1 carte).
1939 *c*. Strouhal (H.). — Landasseln aus Balkanhöhlen, gesammelt von Prof. Dr. K. Absolon. 7. Mitteilung (Zugleich 23. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Zool. Anz.*, CXXVI, p. 68-76, 14 fig.).
1939 *d*. Strouhal (H.). — Titanethes Schiödte (Landasseln aus Balkanhöhlen in der Kollektion « Biospeologica balcanica » von Prof. Dr. K. Absolon. 6. Mitteilung (Zugleich 21. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Stud. Geb. allg. Karstforsch. wiss. Höhlnk. Eiszeitf*, Biol. ser. 5, p. 5-34, 17 fig.).
1939 *e*. Strouhal (H.). — Landasseln aus Balkanhöhlen, gesammelt von Prof.

Dr. K. Absolon. 10. Mitteilung (Zugleich 26. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Ibid.*, Biol. ser. 7, p. 5-37, 32 fig.).

1942. Strouhal (H.). — Vorläufige Mitteilung über die von M. Beier in Nordwestgriechenland gesammelten Asseln (30. Beitrag zur Isopodenfauna des Balkans) (*Zool. Anz.*, CXXXVIII, p. 145-162).

1902. Suess (E.). — *La Face de la Terre* (Das Antlitz der Erde), trad. franç. par E. de Margerie, Paris, t. III.

1944. Vandel (A.). — Isopodes terrestres récoltés par M. Remy au cours de son voyage en Corse (juillet-septembre 1942). I. Description de *Paraschizidium remyi* n. sp., suivie de considérations sur l'histoire et le répartition de la famille des *Armadillidiidæ* (*Archiv. Zool. Expér. Gén.*, LXXXIII, *N.* et *R.*, p. 83-98, fig. I-XIII).

1945 *a*. Vandel (A.). — Espèces françaises, nouvelles ou peu connues, de *Trichoniscidæ* (Isopodes terrestres) (2e partie) (*Bull. Soc. Zool. France*, LXXI, p. 53-72, 21 fig.).

1945 *b*. Vandel (A.). — Étude des Crustacés Isopodes terrestres (*Oniscoidea*), épigés et cavernicoles, récoltés au Portugal, par M. A. de Barros Machado (*Anaïs Faculd. Sc. Pôrto*, XXX, p. 135-427, 158 fig.).

1946. Vandel (A.). — La Répartition géographique des *Oniscoidea* (Crustacés, Isopodes terrestres) (*Bull. Biol. France. Belgique*, LXXIX, p. 221-272, 12 cartes, 1 fig.).

1900. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden (2. Aufsatz) (Zugleich über europäische Höhlenfauna, 4. Aufsatz) (*Zool. Anz.*, XXIII, p. 117-130, 11 fig.).

1901 *a*. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden (4. Aufsatz) (*Zool. Anz.*, XXIV, p. 66-72, 73-79, 2 fig.).

1901 *b*. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden (5. Aufsatz) (*Zool. Anz.*, XXIV, p. 135-149).

1901 *c*. Verhoeff (K. W.). — Einige Mitteilungen über Land-Isopoden (*Berlin Entomol. Zeit.*, XLVI, p. 17-20).

1902. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden (8. Aufsatz : Armadillidien der Balkanhalbinsel und einiger Nachbarländer, insbesondere auch Tirols und Norditaliens. Porcellio : *Agabiformes*) (*Zool. Anz.*, XXV, p. 241-255).

1907 *a*. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden. 9. Aufsatz (*Zool. Anz.*, XXXI, p. 457-505).

1907 *b*. Verhoeff (K. W.). — Ueber Isopoden, 10. Aufsatz (*Sitzber. Gesell. naturf. Fr. Berlin*, p. 229-281).

1908. Verhoeff (K. W.). — Ueber Isopoden, 15. Aufsatz (*Archiv f. Biontol.*, II, p. 335-387, Pl. XXIX-XXXI).

1910. Verhoeff (K. W.). — Ueber Isopoden, 16. Aufsatz (*Jahreshef Ver. f. vaterl. Naturk. Württ.*, p. 115-143).

1917. Verhoeff (K. W.). — Germania zoogeographica : Die Verbreitung der Isopoda terrestria im Vergleich mit derjenigen der Diplopoden (Zugleich über Isopoden : 18. Aufsatz) (*Zool. Anz.*, XLVIII, p. 347-355, 369-389).

1918. Verhoeff (K. W.). — Zur Kenntnis der Ligidien, Porcellioniden und Onisciden, 24. Isopoden-Aufsatz (*Archiv f. Naturg.*, LXXXII, Abt. A, p. 108-169, Pl. I-II).

1926. Verhoeff (K. W.). Ueber Isopoden der Balkanhalbinsel, gesammelt von Herrn Dr I. Buresch. Zugleich 31. Isopoden-Aufsatz (*Mitteil. Bulgar. Entomol. Gesell.*, III, p. 135-158, Pl. II-V).

1927 *a*. Verhoeff (K. W.). — Ueber einige südosteuropaïsche Trichoniscidien, 34. Isopoden-Aufsatz (*Zool. Anz.*, LXX, p. 200-223, 31 fig.).

1927 *b*. Verhoeff (K. W.). — *Illyrionethes* n. g., eine cavernicole Trichoniscidien-Gattung, 35. Isopoden-Aufsatz (*Zool. Anz.*, LXXII, p. 268-274, 7 fig.).

1928 *a*. Verhoeff (K. W.). — Ueber alpenländische und italienische Isopoden, 37. Isopoden-Aufsatz (*Zool. Jahrb. Abt. System. Œkol. Geogr.*, LVI, p. 93-172, 85 fig.).

1928 *b*. Verhoeff (K. W.). — Arthropoden aus südostalpinen Höhlen, gesammelt von Karl Strasser in Triest (*Mitteil. Höhl.-Karstf.*, p. 14-35, 16 fig.).

1931 *a*. Verhoeff (K. W.). — Ueber Isopoda terrestria aus Italien, 45. Isopoden-Aufsatz (*Zool. Jahrb. Abt. System. Œkol. Geogr.*, LX, p. 489-572, Pl. VI-VIII).

1931 *b*. VERHOEFF (K. W.). — Zur Kenntnis alpenländischer und mediterraner Isopoda terrestria (47. Isopoden-Aufsatz) (*Zool. Jahrb. Abt. System*, LXII, p. 15-52, Taf. 1-2).
1933. VERHOEFF (K. W.). — Zur Systematik, Geographie und Œkologie der Isopoda terrestria Italiens und über einige Balkan-Isopoden, 49. Isopoden-Aufsatz (*Zool. Jahrb. Abt. System. Œkol. Geogr.*, LXV, p. 1-64, Taf. 1-2).
1936 *a*. VERHOEFF (K. W.). — Studien über Isopoda terrestria, 51. Isopoden-Aufsatz (*Mitteil. Zool. Mus. Berlin*, XXI, p. 79-163, 70 fig.).
1936 *b*. VERHOEFF (K. W.). — Ueber Isopoden der Balkanhalbinsel, gesammelt von Herrn Dr. Iw. Buresch, II. Teil. Zugleich, 58. Isopoden-Aufsatz (*Mitt. K. Naturwiss. Inst. Sofia*, IX, p. 1-27, 30 fig.).
1938. VERHOEFF (K. W.). — Zur Kenntnis der Gattung *Porcellio* und über Isopoda. Oniscoidea der Insel Cherso, 60. Isopoden-Aufsatz (*Archiv f. Naturg. N. F.*, VII, p. 97-136, 21 fig.).
1939. VERHOEFF (K. W.). — Die Isopoda terrestria Kärntens in ihren Beziehungen zu den Nachbarländern und in ihrer Abhängigkeit von der Vorzeiten, 67. Isopoden-Aufsatz (*Abhandl. d. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin Math.-naturwiss. Kl.*, Nr. 15, p. 1-45, 7 fig.).
1940. VERHOEFF (K. W.). — Ueber Beziehungen einiger Höhlen-Trichonisciden, 64. Isopoden-Aufsatz (*Mitteil. Höhl.-Karstf.*, p. 79-84, 5 fig.).
1941 *a*. VERHOEFF (K. W.). — Der geographische Charakter der Land-Isopoden. Fauna italienischer Mittelmeerinseln und über die Land-Isopoden der Insel Ischia, 73. Isopoden-Aufsatz (*Zeit. Morphol. Œkol. Tiere.*, XXXVII, p. 105-125, 7 fig.).
1941 *b*. VERHOEFF (K. W.). — Grundlagen zur Beurteilung der geographischen Verbreitung der Land-Isopoden und über deren Fauna im westnorischen Gau, 76. Isopoden-Aufsatz (*Zeit. Morphol. Œkol.*, XXXVII, p. 455-490, 13 fig.).
1942 *a*. VERHOEFF (K. W.). — Isopoda terrestria des norischen Gaues und über Grundsätze bezüglich der Auffassung zoogeographischer Gebiete, 70. Isopoden-Aufsatz (*Archiv f. Naturg.*, XI, p. 198-219).
1942 *b*. VERHOEFF (K. W.). — Land-Isopoden der Insel Ischia, systematisch, phänologisch, ökologisch, geographisch beurteilt (*Zeit. Morphol. Œkol. Tiere.* XXXVIII, p. 435-482, 31 fig.).

UN ESSAI DE BIONOMIE QUANTITATIVE

Par Maxime **LAMOTTE**

Introduction : *La Bionomie quantitative dans le domaine végétal.*

I. État de la Bionomie dans le domaine animal. Faunes aquatiques. Faunes terrestres.

II. Caractères de l'essai de Bionomie quantitative réalisé au Nimba. Conditions. Technique d'un relevé. Validité de la méthode.

III. Utilisation des relevés quantitatifs. Point de vue descriptif, groupements animaux. Intérêt écologique, comparaison d'ensembles faunistiques, variations saisonnières, écologie des espèces. Dynamique animale, évolution naturelle et formations secondaires.

Conclusion-résumé.

Depuis plusieurs dizaines d'années déjà, les botanistes emploient, dans la description d'un type de végétation, des indications numériques. Ne se contentant pas d'une simple liste des végétaux, ils adjoignent au nom de chaque espèce des coefficients divers qui en indiquent l'abondance, la densité, la fréquence. Ces coefficients traduisent quantitativement l'importance relative des diverses espèces végétales d'un milieu ; ils proviennent de numérations précises faites sur le terrain qui constituent en quelque sorte le relevé floristique élémentaire. De ces numérations brutes le botaniste sait ensuite tirer, d'après l'aspect et le mode de vie de chaque espèce, des « spectres biologiques » qui permettent de caractériser exactement une « association végétale » et mettent en évidence tel ou tel aspect biologique de la végétation. Le « spectre de Raunkier », pour prendre un exemple, traduit l'aspect du cycle saisonnier d'une formation végétale.

On conçoit l'importance de tels procédés quantitatifs, qui permettent seuls, par leur précision, la description exacte d'un paysage botanique et, par suite, l'étude des modifications qu'il peut subir : toute transformation d'un peuplement végétal se fait progressivement, et il est donc essentiel de disposer de moyens d'enquête assez subtils pour déceler de faibles variations, qui sont rarement qualitatives. C'est effectivement de la description quantitative de la flore que date la naissance de la véritable dynamique des associations végétales, dont il est superflu de dire l'intérêt tant pour

les territoires où s'exerce l'action de l'homme que pour ceux abandonnés au libre jeu des forces naturelles.

I. *État de la Bionomie en faunistique.* — L'extension de la description quantitative a été beaucoup plus lente en faunistique, et surtout plus inégale.

Ce n'est guère que pour le milieu aquatique qu'on a pu définir avec précision des ensembles faunistiques. Le plancton marin notamment, dont l'importance pour la pêche est fondamentale, a fait le premier l'objet d'études quantitatives nombreuses et détaillées : il est à l'heure actuelle couramment « dosé » dans toutes les mers du globe, sans que d'ailleurs on aille souvent plus loin que la distinction entre plancton végétal et plancton animal. Le plancton d'eau douce a fait aussi l'objet d'études assez poussées, davantage orientées vers la rigueur systématique et la description faunistique ; bien des faunes de mares ou d'étangs ont été ainsi quantitativement décrites depuis les premières recherches de Gauthier sur les eaux douces d'Afrique du Nord.

Pour tous les organismes planctoniques de très petite taille et occupant des habitats relativement vastes et homogènes de façon assez stable, il était naturel d'espérer obtenir des données présentant un certain caractère de permanence. Le cas de la faune fixée ou benthique des milieux sous-marins et intercotidaux paraissait plus aléatoire. Pourtant des recherches importantes entreprises précédemment ont abouti à des résultats quantitatifs intéressants. On a pu définir une région sous-marine non pas seulement par la liste des animaux qui y vivent, avec les espèces caractéristiques de chacune des « communautés animales » (*animal communities* de Petersen), qui la composent, mais aussi par la quantité totale de matière vivante animale qui la peuple. On trouve ainsi qu'il vit devant Alexandrie 551 grammes d'animaux marins par mètre carré, 1 055 grammes devant Lisbonne, 20 grammes dans la baie d'Alger ; dans diverses régions, on a établi une carte marquée de « lignes isobies ». Mais il est assez exceptionnel, ici encore, que l'indication quantitative soit étendue à chaque espèce particulière et non pas seulement à la faune globale.

Il était naturel de vouloir étendre à la faune terrestre les diverses notions de Bionomie quantitative et de chercher à lui appliquer des procédés d'étude qui donnent pour la flore et les faunes aquatiques des résultats aussi fondamentaux. Pourtant les essais ont été plutôt rares et partiels et ne s'appliquent qu'à des groupes restreints d'animaux ou à des biotopes très réduits ; citons seulement les recherches faites sur la faune de la « prairie » d'Amérique du Nord. De nombreuses difficultés s'opposent en effet à l'exécution facile de relevés de faune terrestre et rendent aléatoires des études suivies de Bionomie quantitative.

Relever avec fidélité toute la faune vivant dans un périmètre donné constitue le premier obstacle ; un tel travail exige des équipes nombreuses de chasseurs, car la récolte d'animaux est longue et délicate lorsqu'il s'agit

d'espèces de petite taille. Dans ces conditions, un relevé même restreint demande, pour être fait soigneusement, une somme de travail qui semble sans rapport avec les résultats à escompter.

A l'intérieur d'un même ordre, d'une même famille, les espèces risquent d'ailleurs d'être dénombrées avec une fidélité très inégale, selon leur taille, leur mode de vie, leur agilité. Certaines, que l'on serait conduit à appeler rares en les cherchant de jour, affluent en foule autour de la lampe de chasse. D'autres échappent pratiquement à la vue, et l'on doit se demander si les omettre systématiquement n'est pas arbitraire et n'enlève pas aux relevés toute signification réelle. Ces difficultés, qu'on peut espérer surmonter dans les milieux très découverts, à faune particulièrement restreinte, comme les étendues sablonneuses, les steppes ou toundras des régions froides, prennent une ampleur considérable dès qu'on aborde les milieux denses tels que maquis ou forêts.

Un obstacle d'ordre théorique surtout s'ajoute, qui met en cause l'objet même de l'étude. L'apparente irrégularité de la faune terrestre de nos régions, son aspect désordonné, rendent imprécise et même douteuse la notion d'ensembles faunistiques définis. On admet certes volontiers qu'à certains milieux sont plus spécialement rattachées certaines espèces : les Lucanes et les Capricornes, par exemple, sont des animaux forestiers et les Gerboises des animaux steppiques, mais il y a loin de là à considérer de véritables « associations animales » définies quantitativement à la manière des « associations végétales ». Il est de fait que, dans nos régions tempérées à destinée forestière, trop peuplées et cultivées, dont la végétation a souvent subi de profondes modifications par l'action de l'homme, il est peu de milieux intacts assez étendus et uniformes dont la flore et par conséquent la faune soient primaires et stables. Exception ne peut être faite que pour quelques forêts, là précisément où les difficultés pratiques paraissent insurmontables. On peut, dans ces conditions, concevoir des ensembles faunistiques réduits, des zoocénoses groupant par exemple les parasites d'une plante cultivée ou encore les espèces vivant sur un cadavre, mais comment admettre dans nos campagnes des « groupements animaux numériquement définis, c'est-à-dire des zoocénoses caractérisant un milieu étendu ?

La Bionomie terrestre est ainsi restée presque uniquement qualitative, mais elle a pris sous cette forme une grande extension depuis quelques années, tout particulièrement en Scandinavie, où la faune est pauvre et bien connue. La description de groupements faunistiques a pris en partie la place des descriptions d'espèces nouvelles ou de variétés, dont le catalogue trop complet ne laisse plus assez de place aux besoins de publication des zoologistes européens.

Dans toutes ces études bionomiques, des indications sommaires de quantité disent seulement si l'animal est rare, commun ou très commun, mais on se rend compte de la subjectivité de telles notations et de la difficulté de leur interprétation. Il est en effet pratiquement impossible de savoir à quels nombres, même approximatifs, correspond la fréquence d'espèces aussi dissemblables que la Poule d'eau et la Piéride du Navet,

toutes deux indiquées « assez communes » (AC) dans la faune de France, ou que l'Escargot des jardins et le Lézard des murailles donnés comme « très communs » (CC). Il serait pourtant intéressant et utile, dans maint problème biologique moderne, de savoir approximativement le nombre d'individus d'une espèce occupant un territoire déterminé. De même une forme « rare » se prend parfois en grande abondance par un procédé de chasse spécial, — nous citions précédemment le cas de la chasse à la lumière, — et ces erreurs d'appréciation ne peuvent être éliminées que par des recherches systématiques, quantitatives, qui excluent l'influence du procédé de chasse.

II. *Caractères de l'essai de Bionomie quantitative réalisé au Nimba.* — Mettant à profit une série de circonstances favorables, nous avons tenté une analyse quantitative d'ensembles faunistiques étendus, tels que populations animales d'une savane ou d'une prairie. Ce sont les principes de base et les grandes lignes de cet essai que nous voulons exposer ici, laissant pour un travail ultérieur l'étude détaillée des résultats zoologiques qui constitueront une « monographie zoologique » de la région prospectée, le massif du Nimba.

Les monts Nimba, dont nous avions pour but de dresser l'inventaire faunistique, constituent un massif montagneux de Haute-Guinée, à la frontière du Libéria et de la Côte d'Ivoire, rattaché par les géographes à la « Grande Dorsale Guinéenne » ; ils sont, en fait, une unité bien détachée, qui domine la plaine environnante. Situés dans la zone de la grande forêt, non loin de la zone des savanes guinéennes, ils sont couverts, par suite de conditions climatiques et pédologiques locales, de formations végétales très diverses, mais stables et définies. Ces formations, apparemment établies depuis un long laps de temps, répondent à la définition généralement admise de milieux botaniques « primaires » (1). Les formations herbacées les plus typiques, qui furent spécialement envisagées, comprennent en plaine une savane à *Andropogon*, une savane à *Pennisetum* et une prairie à Cypéracées, en altitude une savane à *Andropogon* et une prairie de montagne. Il était intéressant de caractériser exactement — c'est-à-dire numériquement — le peuplement animal de chacun de ces milieux aux différentes époques de l'année.

La main-d'œuvre dont nous disposions était abondante, pratiquement illimitée, et bien encadrée par une douzaine d'aides-entomologistes, que trois mois de formation avaient rendus capables de distinguer les bêtes à recueillir en alcool de celles à tuer au cyanure ou à l'acétate d'éthyle.

Les principales difficultés pratiques auxquelles se heurtent les zoologistes métropolitains — milieux remaniés, difficultés d'exécution — se

(1) Nous entendons ici par milieu primaire une formation stabilisée depuis plusieurs dizaines d'années au moins, sans vouloir entrer dans les discussions théoriques où les botanistes et phytogéographes affirment ou nient le caractère véritablement autochtone des formations végétales actuelles à l'échelle des siècles ou des millénaires.

trouvaient ainsi partiellement levées. Il convenait de rechercher si les difficultés théoriques subsistaient et si le concept même de groupement animal strictement défini n'était pas illusoire ; seuls les résultats pouvaient répondre à la question.

Une fois exposée la méthode employée, nous en critiquerons la valeur expérimentale avant de considérer la signification et l'intérêt biologique des résultats qu'elle permet d'obtenir.

Le choix d'un emplacement constitue naturellement le premier travail dans l'établissement d'un relevé quantitatif de la faune. Pour connaître le peuplement caractéristique d'une association végétale, il importe que l'endroit étudié soit lui-même typique et ne présente aucune anomalie. Il est donc choisi dans une partie apparemment uniforme de l'association, et là il doit être délimité au hasard ; il serait profondément maladroit, par exemple, de l'encadrer par quatre termitières, ou par quatre arbustes dans une savane arborée : on n'y pourrait plus parler d'un échantillonnage au hasard, un choix arbitraire ayant présidé à sa détermination.

Il convient de réduire dans la mesure du possible les erreurs que causerait l'introduction d'éléments étrangers venus des milieux voisins ; le mélange accidentel, pratiquement inexistant pour la flore, est rendu inévitable dans le cas de la faune par la mobilité des espèces animales et les déplacements passifs qu'elles peuvent subir sous l'action de facteurs divers, comme le vent, l'eau ou même l'homme ; aussi faut-il exécuter les relevés à une certaine distance — quelques centaines de mètres si possible — des limites de la formation étudiée, et éviter tout emplacement se singularisant par une propriété topographique quelconque telle que voisinage d'un cours d'eau, déclivité anormale.

L'emplacement fixé, on délimite un carré de 20 mètres de côté, exceptionnellement de 40 mètres, par un cordeau tendu sur des piquets. Partant simultanément des quatre côtés du carré, une vingtaine d'équipes de deux ou trois indigènes, adultes ou enfants, armés de pinces de chasse et de flacons à sciure, à alcool et à cyanure, se mettent à l'œuvre. Leur travail consiste à ramasser tous les animaux, sans exception, qu'ils trouvent tant sur les herbes qui sont observées puis coupées et battues sur un drap blanc, que sur le sol même, dont la partie superficielle est fouillée et grossièrement tamisée ; les racines des plantes sont également arrachées et tamisées. Les équipes progressent ainsi peu à peu, jusqu'à se rencontrer au centre : en une dizaine d'heures, si la surveillance est active, le sol se trouve entièrement dénudé et dépouillé de la plus grande partie de sa faune. La récolte dépasse toujours considérablement ce que pourrait faire croire un examen superficiel du lieu, et ce sont des bocaux entiers qui sont remplis d'animaux de toutes sortes et de toutes tailles. Quelques équipes repartent alors pour tenter l'évaluation des erreurs commises en particulier sur les espèces très abondantes.

Les animaux recueillis, au nombre de plusieurs milliers ou dizaines de milliers, sont ensuite triés, classés, comptés et enregistrés. Il reste à déter-

miner les différentes espèces, afin de pouvoir exprimer le relevé : c'est là le travail des systématiciens spécialistes des divers groupes.

Certes des difficultés nombreuses subsistent dans l'exécution de tels relevés, et des objections se présentent immédiatement. Recueille-t-on tous les représentants des espèces très mobiles, en particulier de celles qui volent facilement ? On peut sans crainte affirmer qu'avec un personnel nombreux il est relativement aisé de capturer les quelques gros Orthoptères dont le vol est assez soutenu pour échapper au filet-fauchoir. Il se trouve, d'autre part, que les Diptères et Hyménoptères volant bien sont rares dans les milieux étudiés.

Le problème des espèces de très petite taille est plus complexe (1). Il serait même pratiquement insoluble si ces espèces étaient nombreuses, mais il n'en était pas ainsi dans la zone étudiée, où il ne s'agissait guère que de Collemboles apparemment tous de même espèce ou fort voisins. La difficulté est alors tournée par l'exécution d'un relevé restreint plus détaillé sur 1 mètre carré, ou sur 4 mètres carrés, qui sert également à la numération des Fourmis, dont le nombre énorme rend le ramassage sur 400 mètres carrés très aléatoire. L'examen plus approfondi du sol sur une faible surface permet enfin de connaître plus exactement l'effectif des Lombricides et autres endogés de petite taille et de forte densité tels que diverses larves d'Insectes. Par comparaison de plusieurs petits carrés ainsi prospectés, on évalue la fidélité des chiffres obtenus.

Le cas des Termites est plus délicat et échappe à cette méthode, car leur répartition à la surface du sol est irrégulière et, au contraire des Fourmis (2), leur densité non uniforme par suite du groupement permanent dans des termitières. Le procédé utilisé est le dénombrement des termitières, en notant les caractéristiques de chacune : l'étude du nombre d'habitants des termitières ayant été faite par ailleurs pour les espèces principales, il suffit d'appliquer les chiffres trouvés au relevé effectué, en appréciant la taille des termitières considérées. Cette appréciation est certes sujette à des erreurs notables : mais il ne faut pas oublier que de tels relevés ne prétendent pas à une rigueur absolue, qui n'aurait aucune signification biologique, et qu'il suffit, en effet, que leur précision soit de l'ordre de celle avec laquelle est défini en fait, dans la nature, le « groupement animal ».

Seule la comparaison de plusieurs relevés faits dans un même milieu et à

(1) Il faut d'ailleurs remarquer que les Cryptogames, qui renferment dans le règne végétal la plus grande part des espèces de petite taille, ont été longtemps omis systématiquement par les phytosociologues ; même actuellement seules quelques recherches en font état, alors que leur rôle dans mainte association végétale apparaît manifeste. Mais les difficultés pratiques retarderont longtemps encore l'étude courante des plus importants d'entre eux, les Bactéries.

(2) Les Fourmis des prairies et savanes du Nimba ne vivent pas en grosses fourmilières, comme chez nous *Formica rufa* par exemple. Elles sont réparties dans les tiges creuses des Graminées et les fissures du sol de façon à peu près uniforme ; ces fissures sont rarement profondes, par suite de la faible épaisseur de ces sols tropicaux et de la présence fréquente d'une carapace ferrugineuse compacte sous-jacente.

la même date peut mettre à l'épreuve la validité de la méthode des relevés quantitatifs. Nous retrouvons là le procédé qu'emploient les phytosociologues avec leurs carrés d'essais. Mais, tandis que plusieurs carrés d'essais sont les constituants normaux, indispensables, d'un même relevé phytosociologique dont ils contribuent à déterminer les coefficients, ils ne sauraient être d'un emploi courant en zoologie, et la méthode des botanistes ne peut être transposée intégralement pour l'étude de la faune. Une numération correcte d'animaux ne peut en effet se faire que sur un espace relativement vaste, si l'on veut apprécier avec une exactitude suffisante la densité d'espèces de taille assez grande et par là même caractéristiques; mais, en même temps, on recueille en très grande abondance les espèces petites et très communes. La difficulté d'une de ces numérations explique alors immédiatement qu'on n'en fasse pas plusieurs pour obtenir un seul résultat. Encore faut-il que la fidélité d'un relevé unique ait été démontrée auparavant : elle le fut, dans les milieux étudiés, par divers relevés comparatifs préalablement établis, qui constituent une épreuve concluante. Les deux numérations suivantes peuvent être prises pour exemple ; les chiffres obtenus n'y sont évidemment pas identiques, — les formations végétales ne le sont pas non plus absolument — mais on est frappé de leurs analogies pour chaque groupe comme pour chaque espèce.

Tableau I. — *Deux relevés faits à la même époque (fin de la saison sèche), dans la prairie de montagne, à 1 600 mètres d'altitude. Énoncé des résultats globaux.*

	N° 1.	N° 2.
Oligochètes	*180*	*200*
Gastéropodes	*175*	*130*
Isopodes	*5*	*8*
Myriapodes	*59*	*40*
Géophilidés	*3*	*3*
Iuliformes	*8*	*14*
Polydesmidés	*48*	*23*
Opilions	*325*	*480*
Araignées	*410*	*370*
Collemboles	*1 800*	*2 000*
Fourmis	*8 000*	*10 000*
Termites (*Cubitermes*)	*1 500*	*1 500*
Coléoptères	*83*	*96*
Staphylinides (*Pæderus*)	*25*	*27*
Carabides	*10*	*15*
Élatérides	*12*	*8*
Scarabéides (*Cyphonistes*)	*38*	*25*
Hémiptères	*263*	*228*
Lépidoptères	*885*	*923*
Chenilles	*875*	*915*
Adultes	*10*	*8*

	N° 1.	N° 2.
Orthoptères :		
Mantides	*73*	*96*
Phasmes	*5*	*6*
Forficules	*64*	*86*
Criquets, Sauterelles	*130*	*115*
Grillons	*40*	*66*
Blattes	*460*	*519*
Batraciens (Nectophrynoides)	*24*	*32*

Les chiffres de ce tableau, comme ceux de tous les couples de relevés comparatifs effectués dans les divers paysages botaniques du massif, constituent une double preuve et apportent une double assurance. Ils prouvent d'abord la présence, aux divers points d'un milieu donné et bien défini, d'une faune dont les éléments sont approximativement constants dans leurs proportions relatives comme dans leur densité absolue. Dans un milieu végétal primaire vit donc une faune elle aussi stabilisée, dont l'équilibre, certes très complexe puisqu'il met en jeu un grand nombre d'espèces animales, est parfaitement établi. La notion de zoocénose habituellement appliquée à des associations beaucoup plus restreintes s'étend aussi à des ensembles comprenant tous les habitants d'un milieu botanique complexe comme une savane ou une prairie. Ce sont de véritables « associations animales » qui sont ainsi définies, bien plus variées et complexes d'ailleurs que les associations végétales qui les abritent.

Les relevés comparatifs apportent en même temps la preuve du bien fondé de la méthode utilisée, dont la précision, suffisante pour faire apparaître l'identité de deux faunes, en permet par suite la comparaison.

L'obstacle fondamental qui, plus que toutes les difficultés pratiques, risquait de faire échouer une tentative de Bionomie quantitative terrestre se trouve ainsi levé : il existe effectivement des ensembles faunistiques définis quantitativement. Il ne faut pas perdre de vue, cependant, qu'il s'agit de la faune de milieux botaniques primaires, et nullement de milieux cent fois remaniés par l'homme, comme le sont ceux de nos campagnes. Il n'est pourtant pas impossible qu'on retrouve dans maint biotope des paysages métropolitains des groupements animaux relativement constants et susceptibles aussi de définitions quantitatives. Mais il convient que les principes de base de la Bionomie quantitative terrestre soient d'abord établis dans des milieux qui offrent une sécurité maximum, c'est-à-dire des milieux relativement simples et très uniformes. La phytosociologie, elle aussi, a débuté dans des formations pauvres, telles que tourbières ou garrigues méditerranéennes, et c'est en Scandinavie, dont la faune, comme la flore, est pauvre en espèces, que la Bionomie animale a connu jusqu'ici son principal essor.

III. *Utilisation des relevés quantitatifs.* — C'est toujours un but d'inventaire qu'on retrouve à l'origine d'un relevé, quantitatif ou non. Car

l'inventaire du monde vivant de notre planète constitue le but premier des Sciences naturelles, et il se poursuit encore de nos jours, puisque les systématiciens décrivent chaque année des milliers d'espèces nouvelles appartenant à tous les groupes d'animaux et de plantes. Le gros de cette tâche immense de description morphologique des formes vivantes est cependant fort avancé, et les grandes lignes des classifications actuelles paraissent bien établies.

Mais un inventaire véritable n'est pas une simple liste d'objets ou d'espèces ; il doit aussi, pour être complet et précis, les situer dans leur cadre et nous les montrer dans leur milieu, faisant alors intervenir leurs caractéristiques biologiques et physiologiques. C'est à cet aspect de la description de la nature, qui met en relief les groupements animaux, et où les espèces sont classées par habitat ou « biotope », qu'on a donné le nom de Bionomie (1). Il s'agit là d'un point de vue un peu particulier de l'étude des êtres vivants dans leurs rapports entre eux et avec le milieu environnant, étude qui constitue dans son ensemble l'Écologie. La Bionomie peut être considérée comme une reproduction à une échelle plus petite de la Biogéographie, dont elle prolonge les recherches dans le détail des paysages et à laquelle elle peut fournir de précieux renseignements sur la cause de certaines localisations et de certaines distributions.

Née dans le domaine végétal, beaucoup plus simple, la Bionomie a été étendue ensuite au monde animal, et nous avons précédemment retracé les premières tentatives faites pour la perfectionner et la préciser en la rendant quantitative et non plus seulement qualitative, c'est-à-dire pour compléter, par une mesure de « densité » des individus d'une espèce, la simple notion de « présence » ou « absence » dans un habitat donné. Mais il importe de considérer le cas de la faune sans transposer aveuglément les méthodes et le vocabulaire des botanistes (2), car les analogies sont souvent superficielles et peuvent amener des confusions. L'emploi du terme « Phytosociologie », qui a pratiquement remplacé « Bionomie végétale », constitue déjà un abus, puisqu'il n'existe pas en fait de « sociétés » végétales importantes indépendantes du milieu, mais il a été consacré par l'usage, en même temps que celui d'« association végétale ». L'expression de « zoosociologie », qu'on pourrait être tenté d'utiliser par analogie, ne serait pas moins impropre, puisqu'il ne saurait être question d'interdépendance directe entre tous les habitants animaux d'une forêt ou d'une prairie et qu'il s'agit surtout d'une juxtaposition conditionnée par le milieu ; elle serait de plus dangereuse, car il existe dans le domaine animal de véritables sociétés, les insectes sociaux et leurs commensaux et parasites, par exemple.

C'est à de tels rassemblements, où existent des liens d'interdépendance

(1) Le mot « Bionomie » signifie étymologiquement « recherche des lois de la vie » et équivaut ainsi à « Biologie », qu'il aurait pu remplacer. En pratique, il n'est employé que dans le sens restreint qui lui est donné dans ces pages et correspond à peu près au terme « Synécologie » ; il paraît souhaitable de lui conserver ce sens, vulgarisé par les études de « Bionomie intercotidale ».

(2) Voir notamment : P.-P. Grassé, Les méthodes de la Phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? (*C. R. Soc. Biogéographie*, n° 48).

réelle, qu'il paraît souhaitable de réserver le terme d' « associations ». Aussi donnera-t-on de préférence aux ensembles faunistiques, plus variés et moins spécialisés, que la Bionomie quantitative met en évidence dans le peuplement des grands habitats, le nom de « groupements animaux » ou « zoocénoses ».

L' « association végétale », infiniment moins complexe qu'un groupement animal, renferme un nombre restreint d'espèces : elle peut être définie par quelques-unes seulement, qui y sont dominantes, c'est-à-dire telles qu'elles modifient par leur présence les conditions de vie des autres membres de l'association, comme le fait un arbre par son ombre et par le drainage intensif des solutions salines du sol environnant. Une énumération de quelques noms d'espèces suffit alors à traduire la physionomie générale d'un paysage botanique, auquel on peut souvent donner un qualificatif d'ensemble rappelant la plante dominante la plus caractéristique.

Il n'en va pas de même pour la faune, dont les groupements comprennent rarement moins de plusieurs dizaines d'espèces caractéristiques — c'est-à-dire constantes et communes — dont aucune n'est à négliger. Aucune non plus n'est vraiment dominante, car la présence d'une espèce animale modifie rarement, de façon notable, le milieu où elle est, si l'on excepte quelques associations d'un type très spécial comme les associations parasitaires, trop restreintes pour constituer des peuplements analogues à ceux que nous considérons ici.

Pour prendre un exemple précis, la savane à *Andropogon* du pourtour du Nimba, qui est définie par cette unique plante caractéristique, ne renferme pas moins de cent espèces animales constantes. Leurs densités s'échelonnent entre 1 et 20 000 individus aux 100 mètres carrés, et chacune participe effectivement à la physionomie générale de l'ensemble, car les moins abondantes sont souvent les plus grandes. Il n'est évidemment pas possible de baptiser, à la façon de l'*Andropogonetum* des botanistes, une association qui comporterait cent noms ! Tout au plus pourrait-on mettre en relief la ou les familles (ou ordres) prépondérantes qui déterminent le cachet de la faune ; on définirait ainsi une « formation animale » plutôt qu'une zoocénose. Dans le cas considéré d'une savane en saison sèche, on parlerait d'une formation à prédominance de « Fourmis, Termites, Orthoptères » : mais la généralité même de ces termes enlève toute signification à ce mode de présentation.

L'intérêt des relevés quantitatifs n'est donc pas la définition d'entités strictes et homologables : lorsqu'ils servent à la description et à l'étude d'ensembles faunistiques, il faut que ce soit simplement dans la nudité d'un tableau de chiffres auquel un patronyme collectif ne saurait apporter que la confusion.

Sous cette forme simple, ils constituent la base solide, indispensable, sur laquelle on doit s'efforcer d'asseoir toute recherche faunistique et bionomique. Ils permettent seuls de faire un véritable inventaire de faune dont les résultats soient utilisables sans difficulté pour des études précises. Appliqués essentiellement jusqu'ici à des milieux herbacés pri-

maires de pays tropical, leur usage pourrait être étendu à des milieux simples de régions tempérées et froides, tels que prairies naturelles ou toundras ; mais leur emploi en milieu boisé, qui serait évidemment fort instructif, semble encore pratiquement irréalisable ; la Phytosociologie n'a-t-elle pas reculé jusqu'ici devant la complexité de la forêt équatoriale ? Il convient, en tout cas, de n'utiliser la description quantitative qu'après en avoir reconnu le bien-fondé et la validité, c'est-à-dire après avoir prouvé par quelques relevés comparatifs l'existence effective du groupement décrit.

C'est, en particulier, sur les territoires des Réserves biologiques que des relevés précis se rapportant à l'ensemble de la faune s'imposent, non seulement par l'intérêt descriptif qu'ils présentent en constituant un inventaire complet de la faune, qui prolonge ainsi les dénombrements de gros Mammifères auxquels on se borne généralement, mais surtout par les possibilités qu'ils offrent d'étudier divers problèmes généraux concernant les populations animales.

Ces problèmes font intervenir des comparaisons d'ensembles faunistiques ; or c'est précisément lorsqu'il s'agit de comparer qu'apparaît la nécessité d'une enquête particulièrement précise par des relevés quantitatifs. Ils mettent en évidence les différences, parfois minimes, produites par une légère modification d'un facteur climatique, une transformation insensible du milieu, l'introduction d'un végétal nouveau... En restant dans le domaine qualitatif, la Bionomie ne permet que des définitions et des comparaisons assez élémentaires, qui ne sont expressives que lorsqu'on considère des faunes très dissemblables. La simple confrontation de deux listes d'espèces laisse, en effet, dans l'ombre une grande part des différences qui consistent en des modifications du niveau d'équilibre des espèces — densités absolues et proportions relatives — plus souvent qu'en des disparitions ou apparitions d'espèces. Commune ici, telle forme est plus rare dans le milieu voisin sans y être totalement absente, et inversement pour telle autre. Le vieil axiome *Natura non facit saltus* s'applique, plus que nulle part ailleurs, au domaine des populations animales, et une enquête quantitative est seule assez souple pour répondre à ces exigences et permettre de caractériser un peuplement à la fois par des espèces rares qui s'y trouvent et ne se rencontrent pas ailleurs, et par des espèces communes qui y sont tout particulièrement abondantes.

Des relevés quantitatifs ont été effectués pour rechercher l'étagement de l'altitude de la faune à l'intérieur d'un milieu botanique apparemment constant, une prairie de montagne entre 1 000 et 1 700 mètres. Ils ont fait apparaître un appauvrissement progressif du peuplement animal à mesure qu'on s'élève, une sorte de « décantation » en partie qualitative, puisqu'elle affecte la présence de certaines espèces, mais surtout quantitative, puisque la densité en individus diminue notablement, et de façon inégale, selon l'espèce. Quelques formes seulement sont plus abondantes à mesure que l'altitude croît, tels certains Mollusques, les Opilions et de petits Batraciens du genre *Nectophrynoides*.

Une étude portant sur les faunes d'une savane à grands *Andropogon*, et de la prairie de montagne qui lui fait immédiatement suite, a montré également, à côté de quelques rares variations d'ordre qualitatif déjà visibles sur de simples listes d'espèces, d'importantes différences dans les densités absolues et les proportions relatives des espèces.

D'autres recherches bionomiques, où les méthodes quantitatives de comparaison semblent appelées à jouer un rôle important, se rapportent aux variations saisonnières des peuplements animaux. Il est peu d'espèces, dans les milieux herbacés surtout, dont l'effectif reste constant d'un bout de l'année à l'autre ; il en est peu aussi, en pays tropical tout au moins, qui disparaissent totalement durant une saison. La plupart subissent des variations d'effectif plus ou moins considérables dont l'ampleur et le sens constituent un critère biologique évidemment capital. Il est intéressant de pouvoir suivre exactement ces modifications du peuplement animal des divers milieux, parfois peu sensibles à un examen superficiel, parfois aussi si profondes qu'elles transforment totalement l'aspect général de la faune.

Les faunes de la forêt tropicale, constamment humide, appartiennent au premier type. Au second se rapportent les peuplements des milieux herbacés tropicaux ; peu d'espèces y disparaissent totalement durant une période de l'année, — ce n'est le cas que des quelques formes les plus xérophiles à la saison des pluies — mais beaucoup présentent des niveaux d'équilibre fort différents aux deux saisons sèche et humide.

Les relevés effectués dans les savanes du Nimba montrent des changements particulièrement frappants dans certains groupes. Parmi les Orthoptères, par exemple, existent deux catégories bien distinctes ; celle des xérophiles, qui comprend la plupart des Criquets, les Mantes et les Phasmes, disparaît presque en saison des pluies ; l'autre renferme les Orthoptères semblant plus ou moins indifférents, en fait plutôt hygrophiles, qui sont les Grillons et surtout les Blattes, dont les effectifs sont un peu plus forts en saison des pluies. Il serait intéressant de reprendre et de généraliser ces recherches : on pourrait déterminer pour chaque milieu, grâce à des relevés répartis sur une année entière, les éléments permanents, semi-permanents et saisonniers afin d'établir un « spectre biologique » analogue au « spectre de Raunkier » des botanistes. Les espèces y seraient réparties en un certain nombre de catégories, qui pourraient être par exemple :

1° Espèces d'effectif pratiquement constant toute l'année (éléments permanents) ;

2° Espèces plus rares en saison des pluies (éléments semi-permanents) :

3° Espèces absentes en saison des pluies (éléments saisonniers) ;

4° Espèces plus rares en saison sèche (éléments semi-permanents) :

5° Espèces absentes en saison sèche (éléments saisonniers).

Dans les régions tempérées, on remplacerait évidemment « saison des pluies » et « saison sèche » par leurs équivalents « été » et « hiver ». On obtient, grâce à cette image synthétique de son cycle de vie annuel, une

bonne caractéristique biologique et « géographique » de l'ensemble faunistique étudié.

Outre leur intérêt propre, de telles recherches présentent, par l'apport de données concrètes et précises sur le cycle saisonnier et les habitats préférés des différentes espèces, un intérêt écologique d'ordre plus général. Elles permettent d'amorcer une étude souvent réservée aux spécialistes des divers groupes, sur les facteurs qui conditionnent la localisation écologique et la répartition géographique de chaque espèce. Grâce à des indications précises sur l'abondance des espèces dans les différents milieux et aux diverses saisons, jointes à la connaissance des caractéristiques mécaniques et physico-chimiques de chacun de ces habitats, on interprète, en effet, une vaste expérience naturelle. A partir des nombreuses combinaisons de facteurs réalisées (forte humidité + lumière + température basse et constante ; forte humidité + lumière + température élevée ; sécheresse + demi-obscurité + température très variable, etc.), on peut facilement isoler l'action de chacun d'eux et déterminer pour chaque espèce son minimum, son maximum, son optimum.

On a cru longtemps, pour prendre un exemple, que les Termites étaient lucifuges et que là était la cause des termitières et galeries souterraines. Or, s'ils restent terrés dans leurs habitations durant les journées de saison sèche, on trouve très souvent, en savane, les Termites sortis en plein jour, dès que vient la saison des pluies; en des points très humides de forêt, certaines espèces sortent même parfois en saison sèche. On peut en conclure que c'est le besoin d'une humidité atmosphérique élevée et constante qui restreint leur localisation écologique. C'est en même temps le besoin d'une température très constante et relativement élevée, comme en font preuve les relevés effectués dans la prairie de montagne où, malgré la forte humidité persistante en saison des pluies, les Termites ne quittent pas leurs abris : la température de l'air est relativement basse et surtout beaucoup plus variable qu'en plaine ; mais ces fortes oscillations journalières sont presque entièrement amorties par la forte chaleur spécifique du sol. Les Termites sont donc à la fois hygrophiles et sténothermes, mais non essentiellement lucifuges, et l'on peut pour chaque espèce préciser numériquement ces conditions par les caractéristiques exactes des milieux où elle vit.

La localisation de la plupart des Myriapodes Diplopodes est déterminée de même par des conditions d'hygrométrie et non de luminosité ; la comparaison de relevés de savane sèche et de savane humide (à *Pennisetum*) avec la faune terricole de la forêt primaire est particulièrement démonstrative à cet égard. Elle met en relief l'existence de deux groupes écologiques de Myriapodes, l'un renfermant les espèces très hygrophiles, notamment les gros Polydesmides, et l'autre, les espèces beaucoup plus tolérantes, dont la majorité des petits Diplopodes iuliformes.

Un grand nombre de questions écologiques de cet ordre ont pu être résolues grâce à une quinzaine de relevés précis faits dans des milieux

variés et à des saisons différentes. Par cette méthode des variations concomitantes, on peut faire dans la vie de chaque espèce la part des divers facteurs physiques tels que luminosité, hygrométrie, température moyenne et écarts de température. Bien des répartitions géographiques et des modes de vie s'expliquent ensuite facilement par l'examen de ces besoins écologiques.

Un tel dégrossissage de l'Écologie des espèces par une méthode sûre et relativement rapide offre un intérêt tout spécial dans les pays tropicaux dont la faune n'est encore que superficiellement connue. La Bionomie quantitative paraît ainsi une voie féconde pour aborder, dans le cadre des conditions précédemment définies, les problèmes les plus divers de l'Écologie. Il en est un aspect important qu'il convient d'examiner maintenant.

Comme les différences faunistiques dues au milieu, les variations saisonnières périodiques entrent dans le cadre d'une étude statique de la faune et définissent son état actuel. Il s'y superpose des modifications de plus longue durée, s'étendant sur des dizaines ou centaines d'années, de même qu'au cycle annuel des paysages botaniques s'ajoute l'évolution lente des associations végétales. Ces modifications des peuplements animaux, qui constituent l'objet de la « Dynamique animale », appartiennent à deux catégories bien distinctes.

Les unes correspondent à l'évolution lente et progressive, le plus souvent insensible, du peuplement d'un milieu qui reste lui-même constant ; c'est l'évolution naturelle avec le temps d'une association animale dans des conditions invariables.

Les autres sont dues à un changement plus ou moins brusque survenant dans le milieu qu'occupait un peuplement animal déterminé ; réponses à un choc brutal, elles seront évidemment profondes et affecteront tout l'équilibre de la faune. Le cas le plus courant est l'intervention de l'homme défrichant pour établir ses cultures.

On ne peut certes qu'amorcer l'étude des transformations naturelles d'ensembles faunistiques, car il faudra sans doute attendre des dizaines d'années, davantage peut-être, avant d'en découvrir les premiers indices. Il convient toutefois de jeter dès maintenant les bases de ces recherches en définissant avec un maximum de rigueur la composition exacte de groupements animaux qu'il sera possible de suivre au cours des années qui viennent, et la méthode des relevés quantitatifs s'impose dans ce premier inventaire, comme dans ceux qui suivront. L'existence de fluctuations dues au hasard devra cependant inciter à la prudence dans l'interprétation de ces variations forcément très restreintes.

Avant de déceler et d'expliquer les changements des groupements animaux, il serait d'ailleurs souhaitable de rechercher les mécanismes de leur équilibre lui-même et d'élucider les causes de la constance de la compo-

sition faunistique aux divers points d'un milieu. Tout le problème de l'équilibre des espèces dans la nature, sur lequel on sait si peu de choses encore, est dans cette stabilité, qui persiste d'une année à l'autre malgré les fluctuations saisonnières, maintenant chaque espèce entre des limites données sans qu'elle disparaisse ni en supplante d'autres. Si l'on compare les ensembles faunistiques à des organismes vivants, les individus en seraient les cellules et les espèces les organes ; quelque diffus qu'ils puissent paraître, ils n'en impliquent pas moins, par leur constance et leur persistance, un mécanisme régulateur.

Des divers facteurs qui interviennent dans ce mécanisme, on ne connaît guère que le nom de certains d'entre eux, que l'on pose sans en avoir encore pratiquement élucidé l'importance et le rôle exact dans la nature et sans en connaître les lois de variation avec les conditions du milieu ; tels sont les taux de mutation, les compétitions entre espèces, les taux de sélection, de fécondité, de migration. Paramètres de l'équilibre des populations animales, ils sont aussi les paramètres de leurs transformations, c'est-à-dire de l'évolution des espèces, et l'on conçoit l'intérêt qui s'attache à leur recherche par le biais de l'étude des populations naturelles.

Les modifications de faune consécutives à un changement brusque du milieu sont plus accessibles à une enquête et fournissent des résultats d'une interprétation souvent plus facile. De tels changements sont fréquents dans les pays tropicaux, où l'homme détruit les formations végétales primaires pour y substituer ses cultures. A Madagascar, en Afrique tropicale, il brûle la forêt, et parfois la savane, pour établir sur leurs cendres des champs qu'il abandonne ensuite, après deux ou trois ans. Une nouvelle végétation repousse alors, bien différente de la végétation primitive, qui forme un paysage botanique souvent appelé « brousse secondaire », où dominent, en Guinée, le Palmier à huile (*Elaeis guineensis*) et le *Musanga*. Nous avons cherché à étendre notre enquête bionomique au peuplement animal de ces formations secondaires. Des relevés quantitatifs ont donc été effectués dans des champs qu'on venait d'abandonner, d'autres sur des emplacements délaissés depuis deux ans, six ans, dix ans environ. Sans vouloir entrer dans les détails des résultats obtenus, qui restent d'ailleurs trop fragmentaires et seraient à reprendre sur une plus grande échelle, deux traits principaux ressortent de l'étude de ces faunes.

C'est d'abord une modification profonde, fondamentale, de l'aspect général de la faune, modification à la fois qualitative et quantitative, par renouvellement des espèces et des genres, et changements importants dans l'équilibre des familles et des ordres. Certaines espèces rares ou très rares dans les milieux primaires, forêt ou savane, pullulent brusquement. Le Criquet *Zonocerus variegatus*, qui ravage les cultures, en est un exemple typique ; trop hygrophile pour la savane sèche, peu apte à se nourrir en forêt primaire, il a trouvé dans les cultures et dans les formations buissonnantes, puis arbustives, qui leur font suite, un champ d'expansion remarquable. Quelques autres espèces paraissent de même s'être inféodées aux

formations secondaires encore jeunes, où elles pullulent souvent dangereusement.

D'autre part, la rupture d'équilibre qui s'est produite lors du défrichement persiste : il ne se reforme pas en effet, même après quelques années, d'ensemble faunistique stable ! Les relevés quantitatifs font apparaître des différences souvent considérables entre les divers points d'un milieu ; la faune paraît désordonnée et anarchique. Elle est beaucoup plus variée, d'ailleurs, que celle des formations primaires, comme si des espèces y tentaient leur chance, qui seraient éliminées par la compétition dans un milieu stable. Par cette inconstance et cette diversité, elle se rapproche de celle de nos campagnes, qui sont aussi des milieux secondaires où la faune est le plus souvent très irrégulière malgré l'apparent équilibre de la flore.

On assiste donc, lors de ces premiers défrichements, à la formation d'une « faune secondaire », dont la substitution totale aux éléments primitifs constituera un véritable renouvellement des faunes en un temps relativement limité, qui met bien en lumière ce processus prépondérant de l'évolution, l'expansion brutale d'espèces se substituant à d'autres moins adaptées qu'elles à un nouveau milieu et, par suite, rapidement éliminées par le jeu de la sélection naturelle.

Conclusion. — L'emploi de relevés quantitatifs lors de recherches faunistiques en Haute-Guinée a donc eu pour premier résultat, dans le domaine de la Bionomie, de prouver l'existence d'ensembles faunistiques étendus dont la composition est parfaitement déterminée et constante, en une saison donnée, aux divers points d'un même milieu. On peut étendre aux groupements animaux ainsi définis le nom de « zoocénoses », généralement réservé à des ensembles plus restreints, à la condition de n'y point rechercher un équivalent exact des « associations végétales » et de voir dans cette coexistence des besoins identiques d'habitat plutôt qu'un lien obligatoire entre les diverses espèces. Il convient également de préciser que ces zoocénoses n'existent que dans des conditions assez particulières, de plus en plus rarement réalisées, de milieux végétaux primaires non remaniés par l'homme.

Seules de pareilles méthodes quantitatives permettent de faire un inventaire exact de la faune et d'en donner une description précise et ordonnée. Un tel inventaire présente évidemment un intérêt tout particulier dans le cas des réserves biologiques naturelles qui servent de champ d'expérience à de nombreuses recherches de tous ordres et sont l'objet d'études suivies durant des dizaines d'années.

D'une façon générale, c'est dans tous les problèmes où interviennent des comparaisons de faunes, et notamment de faunes relativement peu dissemblables, que des procédés quantitatifs d'enquête se révèlent les plus fructueux et indispensables. Par l'étude soigneuse de populations animales occupant des milieux botaniques peu différents, ou par celle des variations saisonnières, la méthode bionomique employée constitue un instrument de choix pour les recherches écologiques, car elle met parfaitement en évi-

dence et permet de préciser les exigences biologiques de la plupart des espèces.

D'autre part, l'étude des modifications de peuplements animaux avec le temps, dans les divers cas de constance ou de variation du milieu environnant, doit faire de la Bionomie quantitative une des branches les plus fécondes de la Zoologie de terrain. Son application au problème des transformations dues à l'intervention de l'homme et de ses cultures a fait apparaître la différence fondamentale qui sépare les ensembles faunistiques primaires, stables et uniformes, des faunes secondaires, neuves et désordonnées, qui leur font suite. La plupart des régions tempérées, trop peuplées et cultivées, en sont à ce dernier stade où la faune, anarchique et inconstante, est sans cesse en état instable et se modifie rapidement, comme en témoignent certains déséquilibres biologiques célèbres provoqués par l'homme.

Cette étude des équilibres de populations et de leurs modifications constitue la meilleure voie pour faire progresser de façon sûre nos connaissances sur les mécanismes de la sélection naturelle ; elle représente donc un moyen rationnel d'aborder de façon expérimentale le problème grandiose de l'évolution des espèces, qui se ramène en fait à celui de l'évolution des populations animales.

LES *ENARTHRONOTA* (ACARIENS)

PREMIÈRE SÉRIE

Par F. GRANDJEAN

SOMMAIRE

Pages.

INTRODUCTION 215

I. — LE NOTOGASTER DES ADULTES 216

A. — Les bandes séparatrices et la scléritisation du notogaster chez les adultes. 216

Tracés des bandes séparatrices 216
Structures des bandes séparatrices 217
Les coupures 218

B. — La chætotaxie du notogaster des adultes et ses relations avec les coupures dorsales 219

Rappel des caractères chætotaxiques généraux et des notations 219
Les coupures et les boucliers dorsaux envisagés au point de vue de l'homologie 220

C. — Classement provisoire des « Enarthronota » d'après le notogaster des adultes. 223

II. — *HAPLOCHTHONIUS SIMPLEX* Willm 224

A. — Généralités 224

Écologie et distribution géographique 225
Variations 226
Sexes 226
Alimentation 226

B. — Description de l'adulte 227

Aspis 228
Notogaster 228
Région anale 230
Cupules normales de l'hysterosoma 230
Cupules paraxiales du notaspis 231
Région génitale et trachées 231
Région coxisternale du podosoma 232
Région pleurale 233
Gnathosoma 233
Palpe 235
Pattes 235

C. — Description de la larve 237

D. — Développement 239
E. — Remarques 242
La scléritisation tardive 242
L'homéotypie des verrues génitales et de l'organe de Claparède ... 243
La disparition du poil ps_4 au cours de l'ontogénie et la formation paraproctale des segments postlarvaires 243
Comparaison de la chætotaxie dorso-anale de l'hysterosoma avec celle de certains *Endeostigmata* 244
La quatrième paire de poils du segment *C* 245
Le déplacement des poils h_3 et ps_2 au cours du développement 246
L'échancrure des boucliers devant les poils *e* et *f* 246
La chætotaxie des pattes 247

AUX CITÉS 248

EMPLACEMENTS DES FIGURES

Fig. 1. — Schéma des coupures dorsales 221
Fig. 2. — *Haplochthonius simplex*, adulte 227
Fig. 3. — *Haplochthonius simplex*, adulte 229
Fig. 4. — *Haplochthonius simplex*, adulte (pattes) 236
Fig. 5. — *Haplochthonius simplex*, larve 238
Fig. 6. — *Haplochthonius simplex*, nymphes 240

INTRODUCTION

Je propose de désigner par *Enarthronota* (ἔν-αρθρος, articulé ; νῶτος, dos) un groupe d'Oribates auquel je rapporte les genres *Hypochthonius*, *Eniochthonius*, *Brachychthonius*, *Haplochthonius*, *Cosmochthonius*, *Heterochthonius*, *Sphærochthonius*, *Protoplophora* et plusieurs autres qui leur sont affines.

Le présent travail, qui se composera de plusieurs séries, est une étude générale des *Enarthronota*, dont tous les genres seront passés en revue, à condition toutefois que l'auteur ait pu s'en procurer des exemplaires (1), mais ce n'est pas un exposé systématique. Il contiendra des parties spécifiquement descriptives et d'autres qui chercheront à avoir une portée générale. Les descriptions ne seront pas faites dans un ordre fixé d'avance, ni avec la principale intention de distinguer des espèces. Certaines seront très détaillées, d'autres courtes, d'autres peut-être omises. Le but surtout visé est de comparer des caractères en tenant compte des ontogénies et, par là, d'apprendre quelque chose sur l'évolution.

Donner d'un groupe naturel une définition précise et simple n'est possible en général qu'*a posteriori*. Remettons donc à plus tard le soin de trouver une définition satisfaisante des *Enarthronota* et contentons-nous de savoir qu'au premier aspect, certains cas exceptionnels mis à part, on reconnaît un de ces Oribates à son notogaster divisé en plusieurs boucliers par des « bandes séparatrices », dont une ou plusieurs coupent le dos transversalement (nous les appellerons *dorsales*), tandis que deux autres, formant une paire, courent longitudinalement entre le dos et les côtés (nous les appellerons *superpleurales*).

Au point de vue évolutif, le caractère essentiel de ces bandes est d'être devenues, à leurs stades les plus perfectionnés, des articulations importantes. Avoir des articulations dans le notogaster (2) et non pas seulement sur ses bords est un caractère qui ne se rencontre pas, chez les Oribates, en dehors du groupe des *Enarthronota*.

(1) Dans la presque totalité des cas, faute de descriptions suffisantes et de dessins convenables, je suis obligé de ne pas faire intervenir, dans les opinions que j'exprime, les genres ou espèces que je n'ai pu étudier moi-même sur des spécimens. S'il en est autrement je l'indique toujours. Ici, pour cette première série, les genres mis de côté se réduisent d'ailleurs à 3. Ce sont *Pterochthonius* Berl. 1913, *Arthroplophora* Berl. 1910 et *Prototritia* Berl. 1916 (sous-genre d'*Arthroplophora*, d'après Berlese).

(2) Il vaudrait mieux dire, par précaution, « dans un notogaster normal », le caractère normal d'un notogaster se révélant, chez les Oribates, à ce qu'il contient les rangées de poils dorso-anaux de tous les segments larvaires de l'hysterosoma (c'est-à-dire jusqu'à *PS* inclus) à l'exclusion des postlarvaires.

I. — LE NOTOGASTER DES ADULTES

Nous nous bornerons dans ce chapitre à parler des bandes séparatrices, puis à rappeler la chætotaxie du notogaster et à comparer cette dernière avec les emplacements des bandes, enfin à classer provisoirement les *Enarthronota* d'après les résultats de cet examen.

A. — Les bandes séparatrices et la scléritisation du notogaster chez les adultes.

La scléritisation du notogaster n'est jamais uniforme, puisqu'il y a des bandes séparatrices. Quels sont les caractères de ces bandes ? Nous les verrons à propos de chaque genre, mais il est bon d'en faire dès maintenant une description générale. Étudions d'abord le tracé des bandes, puis leur structure.

Tracés des bandes séparatrices. — Les bandes superpleurales divisent le notogaster en trois grands boucliers, un dorsal impair ou *notaspis* (*N*) et deux latéraux symétriques ou *pleuraspis* (*PL*).

Les bandes dorsales atteignent toujours les bandes superpleurales, de chaque côté, et s'y arrêtent. Elles ne divisent que le notaspis. Leur nombre varie de un à trois. Le notaspis est donc séparé, selon les genres, en deux, trois ou quatre boucliers plus petits.

Pour désigner les bandes dorsales, le plus simple est de les numéroter de l'avant à l'arrière. On a ainsi t_1, t_2, etc. (fig. 1).

Les boucliers du notaspis peuvent être distingués de la même façon par numérotage. On aurait N_1, N_2, etc. Je trouve cependant plus commode d'appeler *notaspis antérieur* (*NA*) le premier bouclier et *pygidium* (*PY*) le dernier (1). S'il y a deux bandes séparatrices dorsales, un *notaspis médian* (*NM*) existe en outre. S'il y a trois bandes, le notaspis médian se compose de deux parties (NM_1, NM_2).

Haplochthonius simplex est un exemple typique, aussi régulier que possible, du tracé des bandes (fig. 2 A, 3 A). Dans l'orientation de la figure 2 A, le notogaster, ou l'hysterosoma, ne montre guère que le notaspis, traversé par les bandes dorsales, au nombre de trois et parallèles (2). La bande superpleurale, de chaque côté, se confond avec le contour apparent. Pour observer cette dernière bande, il faut regarder latéralement (fig. 3 A). On constate qu'elle confluе en avant avec la zone séjugale *dsj*, laquelle est

(1) J'ai désigné également le *pygidium* par *metanotaspis*. Il va de soi que ce *pygidium* n'a rien de commun avec ce que l'on appelle ainsi chez d'autres Arthropodes.

(2) Sur la figure 2 A, les notations ar_1, ar_2, ar_3, que je propose plus loin (p. 221), remplacent t_1, t_2, t_3, respectivement.

constamment aussi une bande séparatrice (1), puis avec chacune des bandes dorsales, et qu'en arrière, après avoir dépassé la plus postérieure de celles-ci, elle s'efface progressivement et disparaît sans avoir atteint le bord du notogaster. Le pygidium n'est donc pas séparé complètement des pleuraspis.

Dans d'autres genres, la bande superpleurale atteint le bord inférieur du notogaster en un point qui n'est pas très éloigné de l'extrémité postérieure du corps. La séparation est complète entre pygidium et pleuraspis.

Dans l'un et l'autre cas, lorsque le notogaster est pourvu, de chaque côté, d'une grande carène latérale, parfois prolongée en arrière et formant presque partout le contour apparent dorsal de l'hysterosoma, comme chez *Haplochthonius*, il est fréquent que la bande superpleurale suive l'arête de cette carène.

Jusqu'ici j'ai supposé qu'il y avait des pleuraspis, c'est-à-dire que la région pleurale du notogaster était bien et uniformément scléritisée. C'est le cas habituel. Il peut arriver cependant que cette région ne le soit qu'incomplètement ou même pas du tout. Alors les bandes superpleurales sont imprécises ou absentes.

Structures des bandes séparatrices. — Il nous suffira, pour le moment, de distinguer trois types.

Dans le type *L*, l'un des boucliers est prolongé en tectum par un *limbe* qui recouvre et protège la bande séparatrice. Celle-ci est formée tout entière d'une peau souple et incolore, sans trace de scléritisation, plus molle, semble-t-il, que dans les autres types.

Dans le type *S*, un sclérite allongé, étroit, que j'appellerai *intercalaire*, occupe la bande séparatrice. Il est franchement défini et le plus souvent de même aspect, à tous égards, que les boucliers adjacents. La scléritisation n'est interrompue qu'aux bords de la bande. Aucun limbe n'existe à ces bords.

Dans le type *E*, les bords ne portent pas non plus de limbe, mais la scléritisation dans la bande se distingue franchement, par sa faiblesse, de celle des boucliers adjacents. Par exemple, lorsque les boucliers sont colorés, la bande est blanche, ou quasi incolore.

Le type *L* correspond à ce que j'ai appelé autrefois une *articulation à emboîtement* (**6**, p. 353 à 356, fig. 1). Il réalise le maximum de déformabilité, car la peau synarthrodiale (ou membrane conjonctive) est habituellement très ample.

Une bande séparatrice dorsale de ce type est toujours entre notaspis antérieur et pygidium (*Eniochthonius*, *Sphærochthonius*, les *Protoplophoridæ*). Le limbe est porté par le notaspis antérieur, à son bord postérieur naturellement. Il est symétrique et fusiforme. Son maximum de largeur est dans le plan sagittal, et il s'annule progressivement à ses deux bouts, aux confluents de la bande qu'il protège avec les bandes superpleurales.

(1) Chez les *Enarthronota*, la scléritisation est toujours interrompue entre le protero- et l'hysterosoma.

Le type *S* représente ce que j'ai appelé une *articulation de plicature* (**3**, p. 218 à 220, fig. 3), lorsque la bande de plicature est « chitinisée », c'est-à-dire scléritisée (1). Les deux bords fonctionnent comme charnières.

Une bande séparatrice dorsale de ce type peut être placée entre notaspis antérieur et pygidium (*Hypochthonius*) ou entre d'autres fractions du notaspis (*Cosmochthonius*, *Heterochthonius*). Son sclérite intercalaire est symétrique et plus ou moins fusiforme, comme le limbe dorsal du type précédent. Il finit en pointe à ses deux bouts. Les deux bords de la bande, en effet, sont toujours le plus rapprochés l'un de l'autre à leurs extrémités, où ils atteignent les bandes superpleurales. Le sclérite intercalaire est tantôt d'une seule pièce (*Hypochthonius*) et tantôt divisé transversalement (c'est-à-dire longitudinalement pour l'Acarien) en quatre petits sclérites. Ce dernier cas paraît spécial aux genres qui ont de grands poils dorsaux érectiles (*Cosmo-*, *Heterochthonius*). Sur chaque petit sclérite est implanté un poil (fig. 1 C, et 2, p. 659, fig. 3 A).

Le type *E* n'est pas un vrai type. Nous y mettrons tout ce qui n'appartient pas évidemment à *L* ou à *S*. Il est articulaire aussi, puisque la chitine de la bande, dans son ensemble, est plus souple et déformable que les boucliers adjacents, mais il ne correspond plus, théoriquement, à une forme d'articulation déterminée, à la différence des types *L* et *S*. Je dis « théoriquement », parce que la structure *E* la plus simple serait que la bande représentât, entre les deux boucliers de bordure, un intervalle où le tégument souple originel n'aurait subi aucune différenciation, et que cette structure, qui a dû exister, reste à découvrir. Le tégument de la bande a toujours subi une différenciation assez forte, dans la grande majorité des cas, sinon dans tous, pour que les formes possibles d'une bande *E* soient assez bien définies.

Elles réalisent le plus souvent, s'il s'agit de bandes dorsales, une disposition en marches d'escalier dont la figure 3 A donne un exemple (*Haplochthonius*). Les marches ne sont pas toujours ascendantes vers l'avant. J'ai remarqué le cas contraire chez plusieurs espèces de *Brachychthonius*. Leur raideur dépend de l'état plus ou moins contracté ou gonflé de l'animal.

Les dénivellations en marches d'escalier nous démontrent que la différenciation chitineuse, dans une bande, n'est pas homogène. Ses bords, ou l'un de ses bords, se distinguent du reste par une déformabilité plus grande. La coupe optique ressemble en effet parfois à celle du type *S*, avec cette seule différence que la chitine de la bande est incolore, même si elle est colorée dans les boucliers adjacents. D'autres fois on voit clairement qu'un des bords n'est pas comme l'autre et que la déformabilité se localise à l'un d'eux.

Les coupures. — Maintenant que les accidents qui ont affecté la scléritisation du notogaster nous sont mieux connus, à la fois par leurs structures

(1) On emploie souvent (je l'ai fait moi-même) les termes « chitinisé » et « déchitinisé » pour exprimer la présence et l'absence de chitine dure et colorée. Ce n'est pas recommandable, car on suppose ainsi, à tort, que cette espèce particulière de chitine est la seule vraie, ou la principale. Il vaut mieux dire « scléritisé » et « descléritisé ».

et par leurs tracés, cherchons pour les désigner un mot plus commode que l'expression « bande séparatrice ». Le mot « sillon », le plus souvent employé par les auteurs qui ont décrit des *Enarthronota*, est absolument impropre. Le mot « articulation » convient aux types *L* et *S*, qui sont très communs, et je l'utiliserai souvent, mais on peut le trouver excessif dans le type *E*. Le mot « coupure », étant sous-entendu qu'il veut dire *coupure de la scléritisation*, s'appliquerait à tous les cas, et c'est celui que je propose comme terme général.

A un endroit quelconque du corps, chez un animal dont le tégument est scléritisé, la structure la plus simple pour une coupure est celle dont j'ai parlé un peu plus haut, à propos du type *E*, comme d'un cas théorique. Pouvons-nous dire qu'alors la coupure serait primitive ? Non, en toute rigueur, puisqu'une coupure exige que le tégument se soit scléritisé jusqu'à ses bords et que la scléritisation est un phénomène secondaire. Il faudrait nous borner à dire qu'elle est du type le plus primitif possible.

A fortiori le type *E* tout entier ne peut être qualifié de primitif, et nous ne pouvons pas même le dire constamment plus primitif que les types *L* et *S*, car il comprend des cas trop divers. Une zone linéaire de descléritisation locale dans un bouclier lui appartiendrait d'après notre classification, laquelle est évidemment très imparfaite.

Cette remarque nous invite à aller plus loin. Si le type *E* peut être de descléritisation, pourquoi le type *S* et même le type *L* ne pourraient-ils pas l'être aussi ? Nous avons à nous poser, à propos d'une coupure quelconque, une question, qui est de savoir si cette coupure est d'*ascléritisation* ou de *descléritisation*. Le premier terme signifie que la petite bande que nous appelons maintenant la coupure ne s'est pas scléritisée aussi bien et aussi uniformément que son voisinage. Le deuxième terme exprime au contraire qu'à une phase de scléritisation générale, dans une région du corps, a succédé, après un intervalle de temps phylogénétique, une disparition locale de la chitine scléritense, de sorte que le tégument a retrouvé sa souplesse.

La descléritisation existe, mais je crois qu'elle n'a joué qu'un rôle exceptionnel. L'ascléritisation serait donc la règle. Observons cependant qu'elle s'accompagne, dans le type *L*, d'une poussée chitineuse plus récente, réservée à l'un des bords de la coupure, et produisant un limbe. Le sclérite intercalaire du type *S* est-il dû lui-même à une poussée scléritense ? Est-il néoformé dans une coupure qui était d'abord du type *E* ou représente-t-il un fragment de bouclier séparé du reste par deux coupures ? Nous aurons à discuter cette question.

B. — La chætotaxie du notogaster des adultes et ses relations avec les coupures dorsales.

Rappel des caractères chætotaxiques généraux et des notations. — Les *Enarthronota*, constamment orthotriches, ont toujours au

notogaster, chez l'adulte, seize paires de poils (holotrichie). Les seules exceptions connues actuellement sont celles d'*Heterochthonius gibbus*, qui a seulement quinze paires de poils (unidéficience par perte d'un poil de la rangée *h*), et de quelques *Protoplophoridæ* qui en ont seulement quatorze (bidéficience par perte des poils de la rangée *d*).

Les seize paires correspondent à la formule (4 — 2 — 2 — 2 — 3 — 3), qui s'applique aux segments successifs *C*, *D*, *E*, *F*, *H* et *PS* de l'hysterosoma selon ma notation de 1939 (**11**, p. 283, fig. 4). Le segment *C* a quatre paires de poils que je désigne par c_1, c_2, c_3, *cp*. Un poil *cp* n'est jamais aligné transversalement sur les trois autres. Il est derrière c_3, quelquefois derrière c_2. Chacun des segments *D*, *E*, *F* a deux paires de poils, appelés respectivement d_1 et d_2, e_1 et e_2, f_1 et f_2. Les segments *H* et *PS* ont chacun trois paires de poils, qui sont h_1, h_2, h_3 et ps_1, ps_2, ps_3. Un très bon exemple de cette chætotaxie est donné par les figures 2 A et 3 A, relatives à *Haplochthonius*.

J'ai employé autrefois d'autres notations. Pour les ramener aux nouvelles, il faut ici, puisqu'il s'agit d'adultes, remplacer PN_1, PN_2 et PN_3, respectivement par h_1, h_2 et h_3 ; K_1 par ps_1 ; OP_1 ou K_2 par ps_2 ; OP_2 ou K_3 par ps_3 (**11**, p. 284). En principe, une majuscule et la minuscule correspondante, suivies d'un même indice numérique, désignent le même poil. Par exemple $H_2 = h_2$, $PS_3 = ps_3$. Aujourd'hui cependant je préfère n'utiliser que des minuscules pour les poils, les majuscules étant réservées aux segments. Les minuscules servent également, lorsqu'elles n'ont pas d'indice numérique, à désigner les rangées transversales de poils. Ainsi *e* veut dire la rangée du segment *E*, celle qui contient les quatre poils e_1 et e_2 ; un poil *ps* veut dire un des poils de la rangée *ps*, soit ps_1, ps_2 ou ps_3, implantés sur le segment *PS*, etc.

En outre, il faut remplacer D_3 par *cp*. Je m'explique plus loin sur ce dernier changement à propos d'*Haplochthonius* (p. 246).

Les coupures et les boucliers dorsaux envisagés au point de vue de l'homologie. — D'un genre à l'autre, il y a naturellement des différences de chætotaxie, mais on constate que les implantations relatives des poils c_1, c_2, d_1, d_2, e_1, e_2, f_1, f_2, ne sont pas changées d'une manière notable, de telle sorte que, dans la région paraxiale du notaspis, les quatre rangées *c*, *d*, *e*, *f*, se succèdent toujours, de l'avant à l'arrière, régulièrement et sans lacune. Leurs notations ne donnent donc lieu à aucune ambiguïté (1). Soulignons ce fait simplificateur, qui est de grande importance.

Comment les coupures dorsales sont-elles disposées, fondamentalement, par rapport à ces rangées ? Ici il me semble que nous devons faire l'hypothèse qui se présente la première à l'esprit, celle d'une alternance entre coupures et rangées, plus précisément celle d'une coïncidence originelle

(1) Il peut arriver que des poils de ces rangées soient virtuels, mais leurs bases se voient très bien (poils c_1 et c_2 d'*Hypochthonius*). Le seul cas difficile est celui des poils d_1 et d_2, qui manquent, comme je l'ai dit plus haut, chez certains Protoplophoridés, et qui sont très petits chez *Sphærochthonius* et les autres Protoplophoridés.

entre une coupure et le sillon dorsal primitif qui séparait deux segments contigus. Une coupure serait donc possible entre les deux segments C et D, c'est-à-dire entre les rangées c et d ; appelons-la ar_1. Appelons de même ar_2 une coupure entre D et E, ou entre d et e, etc. Je schématise ces conventions par la figure 1 A. Il est inutile d'aller au delà de ar_4, car les poils h, dans tous les cas, appartiennent au pygidium.

Ces coupures ont ensuite changé plus ou moins de place dans les diverses phylogénies. Elles se sont parfois beaucoup perfectionnées. Sont-elles restées en accord avec la segmentation ?

Oui, dans la mesure où elles séparent les poils, car notre principal et

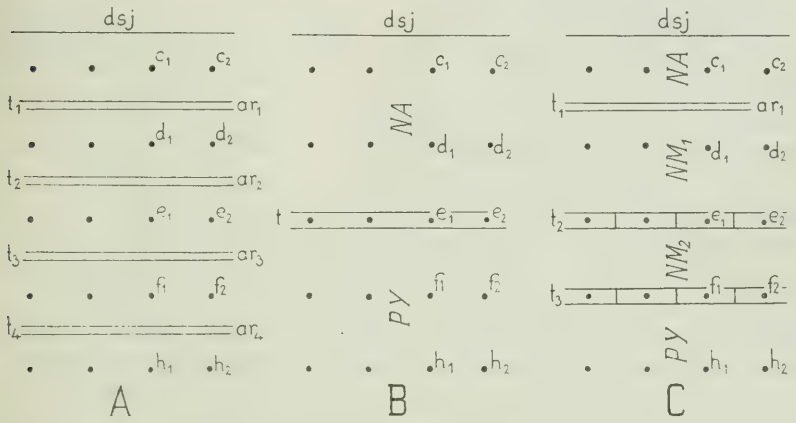


Fig. 1. — Dispositions schématiques des coupures relativement aux poils dans la région paraxiale du notaspis. — A, cas hypothétique, supposé le plus primitif, avec quatre coupures vides ar_1 à ar_4, ou t_1 à t_4. — B, implantation des poils e dans une coupure t, les autres coupures n'existant pas (*Hypochthonius*). — C, implantation des poils e et f dans deux coupures t_2 et t_3, une troisième coupure ar_1, ou t_1, existant entre les poils c et d (*Cosmochthonius*). — Une coupure est représentée par deux traits parallèles.

souvent seul critérium est chætotaxique. Passant en revue tous les genres actuellement connus, nous voyons en effet que devant la coupure la plus antérieure, de chaque côté, il y a quatre poils, ou six, ou huit ; qu'entre deux coupures successives nous en avons deux ou zéro ; qu'enfin, si des poils sont dans une coupure, ou sur l'un de ses bords, leur nombre est toujours deux. La concordance est parfaite avec la formule (4 — 2 — 2 — 2), que nous avons été conduits d'autres manières à considérer comme primitive chez des Oribates sans coupures (1), et même chez des *Endeostigmata*.

Cette propriété nous permettra, sous réserve de quelques difficultés dont je dis un mot plus loin, d'appliquer la notation en ar à un *Enarthronota* quelconque, c'est-à-dire de comparer les coupures dorsales d'un genre à l'autre.

Les notations ar_1, ar_2, etc., se distinguent des désignations t_1, t_2, etc., en ce que les premières doivent être employées conformément à l'homologie,

(1) Les *Enarthronota* en donnent aussi des exemples quand leurs larves et nymphes sont sans coupures. C'est le cas d'*Haplochthonius* (fig. 5 A, 5 C, 6 B, 6 C).

tandis que les secondes ne sont qu'un numérotage descriptif. Par exemple, chez les *Brachychthoniidæ*, la coupure t_1 (donc la plus antérieure) est une coupure ar_2, la coupure ar_1 n'existant pas.

De même les notations *C*, *D*, *E*, etc., ne doivent être employées pour les divisions du notaspis que conformément à l'homologie, en corrélation avec les *ar*, tandis que les désignations *NA*, *NM*..., *PY*, sont exclusivement descriptives et correspondent aux *t*. Par exemple, chez les *Brachychthoniidæ*, le notaspis antérieur *NA* est formé par *C* et *D*, et il contient seulement *C* chez *Cosmochthonius* ; le pygidium *PY* d'*Haplochthonius* (fig. 2 A, 3 A) comprend trois segments, de *F* à *PS*, et celui de *Sphærochthonius*, également désigné par *PY*, est la somme de cinq segments, de *D* à *PS*. Les segments n'interviennent, bien entendu, que par leur partie dorsale, et cette partie n'est pas toujours la même de *C* à *PS*, ni d'un genre à l'autre.

J'ai désigné aussi, autrefois, le notaspis antérieur par *pronotaspis*, mais seulement dans des cas où il ne contient que le segment *C*, et par *deutonotaspis* une partie du notaspis qui est derrière le pronotaspis et qui contient les poils *d*. Le deutonotaspis est homologue du segment *D*.

Arrivons maintenant aux difficultés. Si le seul avatar des coupures dorsales, pendant leur évolution, était de disparaître ou de ne pas s'être formées, la notation en *ar* de celles qui restent irait de soi. Il suffirait de les placer dans le schéma de la figure 1 A, et ce serait toujours facile d'après ce que nous venons de dire de la chætotaxie. Il n'en est pas toujours ainsi, malheureusement, et des difficultés se présentent. Voici les deux principales :

1. Tous les poils d'une rangée sont logés dans une coupure dorsale. Auquel des deux boucliers adjacents ces poils appartenaient-ils ? Ce cas est fréquent dans le type *S*, car le sclérite intercalaire porte généralement des poils (fig. 1 B, 1 C).

2. Nous nous sommes demandé si un sclérite *S* est intercalé entre les deux bords d'*une* coupure ou compris entre *deux* coupures. La question est évidemment capitale. Sans la réponse on ne peut employer la notation en *ar*. Le sclérite serait homologue, si chacun de ses bords était une coupure *ar*, d'une des divisions habituelles du notaspis, la seule différence avec le cas général étant que les deux coupures seraient très rapprochées l'une de l'autre et se toucheraient même à leurs extrémités.

J'ai signalé la deuxième difficulté dès 1931 (**2**, p. 660). Ensuite j'ai admis, à propos d'*Hypochthonius* (**5**, p. 26) et de *Malacoangelia* (**8**, p. 238, fig. 1 A), que le petit sclérite transversal porteur des poils *e* représentait en effet le segment *E*, qu'il était limité par deux coupures, désignées alors par ct_2 et ct_3, et non par les deux bords d'une seule coupure. Ce qui donne de la consistance à cette opinion, c'est la présence de belles séries transversales *e* et *f* dans les articulations du type *S* chez de nombreux *Enarthronota*.

La même opinion est implicitement contenue dans mon ancienne notation en *ct* des coupures (**5**, p. 24, fig. 2), car l'exemple choisi pour définir

cette notation est la larve de *Sphærochthonius*. Or, sur cette larve, on voit en avant un segment dorsal fusiforme, porteur des petits poils d_1 et d_2 à son bord antérieur, et j'ai désigné par ct_1 et ct_2 les deux bords de ce segment.

Aujourd'hui se dégage plutôt, des observations plus nombreuses étant faites, l'idée contraire. Je ne peux exposer ici les arguments, car il faudrait faire intervenir les ontogénies, et ce chapitre est réservé aux adultes. Nous en reparlerons plus tard. C'est donc seulement à titre d'hypothèse que j'admets, dans ce travail, qu'une articulation dorsale du type *S*, lorsque le sclérite intercalaire s'annule à ses deux bouts, ne représente en général qu'une seule coupure. Il en est ainsi, par exemple, sur les schémas des figures 1 B et 1 C.

La notation en *ct* pour désigner les coupures, telle qu'elle résulte de mon travail précité (**5**), doit être abandonnée. Le choix de la larve de *Sphærochthonius* pour la définir était malheureux, puisqu'il introduisait, sans nécessité, un problème dont la solution n'est pas évidente.

C. — Classement provisoire des « Enarthronota » d'après le notogaster des adultes.

Tenter avec des chances de succès le classement des *Enarthronota* exigerait que nous connussions d'une manière approfondie tous les caractères importants de ce phylum. Contentons-nous, pour le moment, d'un classement provisoire fondé seulement sur les coupures du notogaster des adultes et sur les positions des poils par rapport à elles. Au minimum il faut distinguer cinq familles :

1° Les *Hypochthoniidæ* avec les genres *Hypochthonius* Koch 1835, *Eohypochthonius* Jacot 1936, *Malacoangelia* Berl. 1913 et *Eniochthonius* Grandj. 1933 (1), mais ce groupement se divise en deux, car *Eniochthonius* diffère beaucoup des trois autres genres. Appelons ces deux divisions des sous-familles, les *Hypochthoniinæ* et les *Eniochthoniinæ*.

Caractères des *Hypochthoniinæ* : une seule coupure dorsale ; celle-ci est du type *S*, et le sclérite intercalaire contient les poils *e* qui sont tantôt virtuels (*Hypochthonius*, *Eohypochthonius*) et tantôt réels (*Malacoangelia*).

Caractères des *Eniochthoniinæ* : une seule coupure dorsale ; celle-ci est du type *L*, et le limbe est immédiatement derrière les poils *e*, devant les poils *f* (*Eniochthonius*).

Dans les deux sous-familles, le notaspis antérieur contient les poils *d*. La coupure dorsale unique n'est donc pas ar_1.

2° Les *Brachychthoniidæ* avec les genres *Brachychthonius* Berl. 1910, *Eobrachychthonius* Jacot 1936, *Brachychochthonius* Jacot 1938.

Caractères : deux coupures dorsales du type *E*, l'antérieure entre les rangées *d* et *e*, la postérieure entre les rangées *e* et *f*.

(1) *Eniochthonius* est un autre nom de ce que la plupart des auteurs appellent *Hypochthoniella* Berl. 1910 ; *Arthrochthonius* Ewing 1917 est synonyme d'*Hypochthoniella*.

Les deux coupures sont donc ar_2 et ar_3. Cette famille est très homogène, au point qu'il paraît difficile d'y séparer de bons genres. Il n'est pas certain que le genre *Brachychochthonius* soit valable (1).

3° Les *Cosmochthoniidæ* avec les genres *Haplochthonius* Willm. 1930, *Cosmochthonius* Berl. 1910 et *Heterochthonius* Berl. 1910.

Caractères : trois coupures dorsales des types *E* ou *S*, l'antérieure passant entre les rangées *c* et *d*, plus exactement entre les quatre paires de poils c_1, c_2, c_3, *cp*, d'une part et les deux paires de poils d_1, d_2 de l'autre.

La coupure antérieure est donc ar_1. Cette famille est très hétérogène. Il faudra la diviser. *Cosmo-* et *Heterochthonius* ont des facies analogues à cause de leurs grands poils *e* et *f* érectiles, logés dans des coupures t_2 et t_3 du type *S*, mais ils diffèrent profondément par beaucoup de caractères. *Haplo-* et *Cosmochthonius* ont davantage de caractères communs, mais ne se ressemblent guère.

Signalons les trachées génitales (*Haplo-* et *Cosmo-*, non *Heterochthonius*) et les yeux (*Heterochthonius* seulement). Ces caractères sont inconnus chez les autres Oribates.

4° Les *Sphærochthoniidæ* avec le genre *Sphærochthonius* Berl. 1910.

Caractères : une coupure dorsale seulement, placée comme l'antérieure de la famille précédente, ayant donc la notation ar_1. Cette coupure est du type *L*. L'animal ne peut pas cacher ses pattes en rabattant son aspis contre son ventre.

5° Les *Protoplophoridæ* avec les genres *Protoplophora* Berl. 1910, *Ædoplophora* Grandj. 1932 et *Cryptoplophora* Grandj. 1932.

Caractères : une seule coupure dorsale placée comme celle des *Sphærochthoniidæ* et de même type, mais l'animal se ferme, à la manière des *Ptyctima*, en rabattant son aspis contre son ventre.

Cette famille a des affinités si étroites avec *Sphærochthonius* (sans en avoir le facies) que j'ai dû faire intervenir, pour l'en distinguer simplement, un caractère non gastronotique.

II. — *HAPLOCHTHONIUS SIMPLEX* Willm.

A. — Généralités.

Depuis 1930 où Willmann (**18**, p. 2) l'a décrit sommairement sous le nom de *Cosmochthonius* (*Haplochthonius*) *simplex*, j'ai cité cet Oribate à plusieurs reprises à propos d'études générales sur divers caractères (chætotaxie, famulus, divisions gastronotiques), et j'ai signalé ses trachées géni-

(1) En créant *Brachychthonius* (**1**, p. 219, fig. 39), Berlese a donné une figure du type, mais il l'a qualifié d'un nom qui ne convient pas à la figure. Il n'a pas fait de description. Pour moi, c'est la figure qui définit le type dans ce cas. Ce n'est pas le nom. Jacot, lorsqu'il créa son genre *Brachychochthonius* (**17**, p. 130, fig. 10 et 11), avait probablement l'opinion inverse.

tales (**4**, p. 240 à 242), mais je n'avais pas alors la série complète de ses états immatures.

Maintenant cette lacune est comblée, et *H. simplex* se recommande, parmi les *Enarthronota*, comme un premier exemple à décrire. On ren-rencontre chez lui le minimum de difficulté dans le problème des segments postlarvaires. A toutes les stases, la chætotaxie de l'idiosoma est simple. Les trois coupures dorsales de l'adulte sont vides, c'est-à-dire sans poils, et, comme il n'y en a aucune du type *S*, leurs homologies sont certaines. Avant l'adulte, ces coupures manquent, car la région gastronotique n'est pas encore scléritisée. Cela donne à la larve et aux nymphes des caractères primitifs et permet des comparaisons aux *Endeostigmata*.

H. simplex est remarquable à d'autres égards. Son capitulum, par la grande coupole chitineuse interne à laquelle s'attachent les muscles pharyngiens, est d'un type exceptionnel, non observé jusqu'ici. Également nouveaux sont les organes à apparence de cupules qui sont placés sur le notaspis, à la base des poils d'indice 1, de *c* à *h*. Ses trachées génitales enfin, déjà citées, sont intéressantes, et l'on constate que les antérieures se forment dès la protonymphe.

Écologie et distribution géographique. — Dans nos pays, *H. simplex* est principalement domestique. Je le rencontre communément à l'intérieur de ma maison, aux environs de Périgueux. Il y vit un peu partout, en compagnie de deux espèces de *Cosmochthonius*, d'*Aphelacarus acarinus* et de plusieurs *Acaridiæ*, pour ne citer que des espèces non prédatrices. Au dehors des maisons, je ne l'ai récolté en Périgord que dans les troncs creux des Châtaigniers. C'est donc un Acarien xérophile ou du moins n'aimant pas la pluie.

Dans le Midi de la France, il se hasarde plus fréquemment dans les endroits découverts (Aude, Pyrénées-Orientales, Provence, Corse). Plus au sud, il est favorisé par un climat semi-désertique, car il abonde à terre dans les débris végétaux extrêmement secs qui s'accumulent parfois sous les Arganiers, dans le Maroc méridional et le Sous (Mogador, Agadir, Taroudant, le djebel Tachila, l'Anti-Atlas). On le trouve aussi dans le reste du Maroc (Kenifra, Tanger) et en Algérie (Alger, Bône, Oubeïra, Hammam Meskoutine, Boghar). En Espagne du Sud, il est commun également (Belmez, Peñarroya, la Carolina).

J'ai obtenu parfois des exemplaires d'*H. simplex* en traitant à l'appareil de Berlese des matières humides et même mouillées (feuilles pourries, mousses) provenant de pays non méridionaux comme l'Alsace, l'Ile-de-France, la Bretagne (1), mais il me paraît prudent d'attribuer une origine accidentelle à ces exemplaires, lesquels n'étaient jamais qu'en petit nombre (de un à trois) dans une même récolte. Des *H. simplex* peuvent en effet tomber dans l'appareil, puisqu'ils vivent dans les maisons. Ils peuvent

(1) Willmann (**18**, p. 3) indique pour le type : Valkeveen (Hollande), dans des feuilles pourries, collection A. C. Oudemans. Aucun autre auteur, à ma connaissance, n'a signalé *H. simplex*.

s'introduire dans les boîtes de récolte. Un morceau de coton hydrophile, un récipient bien essuyé, apparemment propre, peuvent en contenir.

Variations. — Les *Haplochthonius* que j'ai recueillis appartiennent peut-être tous à la même grande espèce. Les variations consistent surtout, relativement à la présente description, dans une sculpture tégumentaire à dénivellations plus accusées, une taille un peu plus grande, une forme générale un peu moins allongée et une courbure plus forte du sillon qui sépare en dessous le podosoma des volets génitaux. Ce sillon, dessinant ainsi un arc plus convexe en avant, le métapodosoma est plus raccourci dans le plan sagittal que sur la figure 2 B. Les poils sont minces et de longueur presque constante. Leur fréquence varie seule, comme toujours, lorsqu'ils sont aléatoires, ce qui arrive à quelques poils pédieux.

Dans deux récoltes bien homogènes cependant, l'une de Sainte-Lucie (Aude), en mai, et l'autre de Bône (Algérie), en mars, les poils dorsaux sont plus grands et notablement plus larges que d'habitude. Il y a aussi d'autres différences : les poils an_1 sont semblables aux poils dorsaux postérieurs et se distinguent des poils an_2 à an_4, restés comme chez *H. simplex*; ceux de la paire h_1 sont plus rapprochés l'un de l'autre; aux pattes les itéraux manquent et le tarse IV a la chætotaxie de la figure 6 F, réalisée seulement chez *H. simplex* à la tritonymphe; la cuticule est un peu colorée, etc. Je rapporte ces exemplaires à une espèce nouvelle très voisine de *H. simplex*, que je désigne seulement dans ce travail, sans la décrire davantage, sous le nom d'*espèce de Sainte-Lucie*.

Sexes. — Au total, j'ai examiné pour le sexe 113 adultes pris au hasard et trouvé 112 femelles et 1 mâle. Ces observations comprenant dix-sept récoltes faites dans les nombreuses régions citées plus haut, et à toutes les saisons (de mars à décembre), il me paraît certain que la reproduction de *H. simplex* est parthénogénétique. Sur les 113 adultes, 12 appartenaient à l'espèce de Sainte-Lucie, et ils étaient tous femelles.

J'ai eu de la peine à trouver des femelles apparemment ovigères, quoique l'œuf n'ait rien de particulier. Il est ovale, de grande taille relativement à l'hysterosoma, et il n'y en a qu'un mûr à la fois, conformément à la règle des petits Acariens. J'attribue la rareté de ces femelles à ce que l'enveloppe chitineuse de l'œuf ne se formerait que très peu de temps avant la ponte. Avant que cette enveloppe soit franchement développée, on est réduit, si l'on se borne à examiner par transparence, comme je l'ai fait, à reconnaître l'œuf à son vitellus, et ce n'est pas facile chez un Acarien si petit.

Alimentation. — La larve, les trois sortes de nymphes et l'adulte vivent ensemble et de la même manière. Dans leur tube digestif, on trouve souvent des boules brunes où des hyphes et des spores sont nettement visibles. Chez d'autres exemplaires les mêmes boules, colorées ou non, ne contiennent rien de discernable.

B. — Description de l'adulte.

La description et les figures, sauf indication contraire, se rapportent aux femelles d'une récolte faite chez moi, en septembre, aux environs de Périgueux, dans un carton d'emballage rempli par de la paille de bois. Cette récolte était abondante et contenait l'animal à toutes ses stases.

Le seul mâle a la taille des femelles, et il n'en diffère en rien, sauf en ce qui concerne l'organe génital. J'en dis un mot page 232.

Longueur : 270 à 280 μ.

La scléritisation est faible et ne donne pas lieu à une couleur appréciable, de sorte que les bords des boucliers sont difficiles à voir. La peau molle n'occupe entre eux que peu de place. Un cérotégument très mince existe

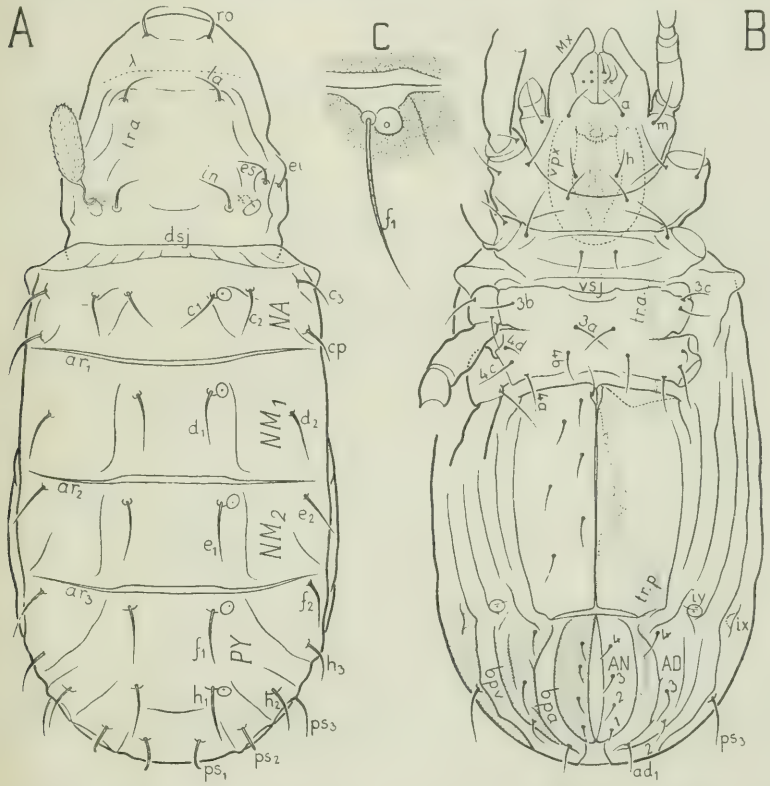


Fig. 2. — *Haplochthonius simplex* Willm. — A (× 365), dorsal. — B (× 365), ventral. — C (× 1 000), détail au voisinage du poil f_1, d'après un exemplaire de Corse. — Le pointillé de la figure C et celui qui a été mis localement sur la figure B représentent la scléritisation (ou la plus forte scléritisation).

et se révèle par la matité de la surface du corps dans l'examen par réflexion. Les vieux individus deviennent brillants par endroits, leur cérotégument s'étant usé.

La microsculpture superficielle est extrêmement obsolète et peut-être due, pour la plus grande part, au cérotégument. Elle consiste en une striation interrompue très fine et pâle, transversale sur le notaspis antérieur et médian, passant à une ponctuation simple sur l'aspis. On ne la voit pas à faible grossissement.

Les coupures du notaspis mises à part, la sculpture dorsale, quoique assez accentuée, n'attire guère l'attention dans l'examen par transparence. Pour la bien voir, il faut observer par réflexion. On remarque surtout, dans l'axe de l'hysterosoma, une saillie en long dont le talus latéral, de chaque côté, passe un peu au delà de l'alignement longitudinal d_1e_1. Cette saillie se prolonge sur le pygidium. D'autres dénivellations existent dans la région antiaxiale du notaspis. Celles du pygidium ont une allure rayonnante. Celles du propodosoma sont plus fortes que les autres. J'ai représenté quelques-unes de ces dénivellations par des lignes de contour apparent sur les figures 2 A et 3 A.

Les poils dorsaux sont presque lisses. Les ventraux sont apparemment tout à fait lisses, grêles, effilés, et l'on se trompe aisément sur leur vraie longueur lorsque le médium d'observation n'est pas favorable.

Aspis. — Le bouclier dorsal du propodosoma, ou bouclier prodorsal, ou aspis, n'est pas soudé au reste du tégument. Il s'attache à lui par une cuticule très souple, peu résistante, articulaire. Au bord postérieur, c'est celle de la zone séjugale *dsj* ; en avant, celle qui permet le mouvement des mandibules ; sur les côtés, celle d'une bande latérale au-dessus des coxæ du propodosoma. L'aspis est bordé en avant et sur les côtés par un grand limbe, ou tectum, dont la base cachée est la ligne λ (fig. 2 A et 3 A). Le bord latéral du limbe présente une large échancrure au-dessus de la patte I, afin que les mouvements de cette patte ne soient pas gênés.

L'aspis porte six paires de poils, chiffre maximum orthotaxique chez les Acariens actinochitineux. Par homologie avec d'autres Oribates, je note ces poils *ro* (rostral), *la* (lamellaire), *in* (interlamellaire), *es* (exobothridique supérieur), *ei* (exobothridique inférieur), le sixième étant le sensillus, de chaque côté (fig. 2 A et 3 A).

La massue barbelée du sensillus est fréquemment orientée comme l'indiquent les figures, mais non toujours. Entre nicols on constate qu'elle est isotrope. C'est une dilatation de la couche externe du poil. On voit très bien l'axe biréfringent du poil se prolonger dans la massue, où il se termine graduellement en pointe.

Notogaster. — Sa chætotaxie, absolument normale, est donnée par les figures 2 A et 3 A. Le nombre des poils est trente-deux et leur arrangement correspond bien à la formule (4 — 2 — 2 — 2 — 3 — 3). Les coupures séparent les poils conformément à la même formule. Remarquons, en particulier, que les poils c_1, c_2, c_3, *cp*, sont bien devant la coupure antérieure et sont seuls devant elle. Les pleuraspis, de chaque côté, ne portent qu'un poil qui est ps_3.

Aux coupures près, le notogaster est entièrement scléritisé. Il est pourvu d'une grande carène latérale et postérieure qui forme son contour apparent dans l'orientation dorsale. La coupure superpleurale suit cette carène à

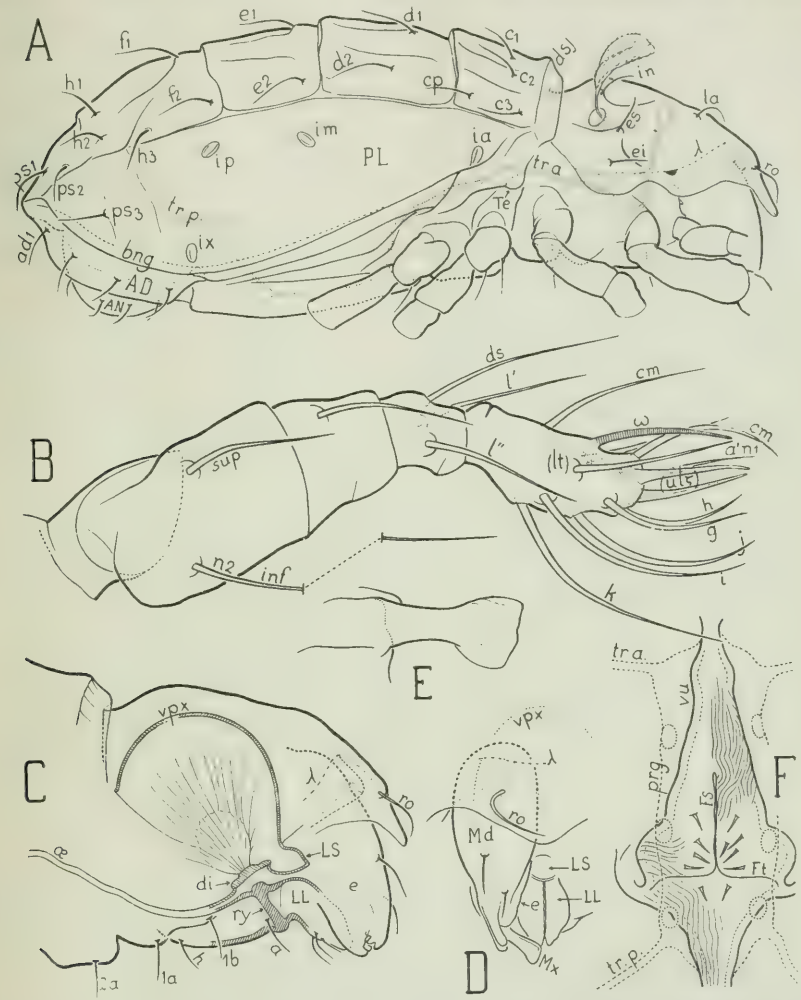


Fig. 3. — *Haplochthonius simplex* Willm. — A (× 365), latéral. — B (× 1625), palpe droit vu latéralement. — C (× 480), lèvres, bouche et pharynx, vus latéralement à travers le proterosoma. — D (× 480), entrée de la bouche, vue de l'avant, d'après un exemplaire à mandibules écartées ; même préparation qu'en C. — E (× 915). maxille droite vue « à plat » dans une orientation latérale oblique du capitulum. — F (× 805), chambre prégénitale et vulve au repos, vues par transparence dans l'orientation ventrale à travers les volets génitaux ; on suppose que tout ce qui est au-dessus de la vulve est enlevé, sauf la chambre prégénitale ; les lignes concernant cette dernière (contour apparent *prg*, verrues, naissance des trachées) ont été mises en pointillé, bien qu'elles soient au-dessus de la vulve.

partir de l'épaule, mais s'efface en arrière au voisinage du poil h_3 (fig. 3 A).

Les coupures dorsales, en marches d'escalier, sont du type *E*, et le haut de la marche m'a paru être toujours le bord antérieur de chacune d'elles.

Selon l'état de l'animal (distendu, contracté), une coupure examinée de dessus laisse voir deux ou trois lignes. Les vrais bords des boucliers sont deux lignes pâles. La troisième ligne, souvent la plus accentuée, est le contour apparent de la peau molle articulaire. Elle se projette souvent sur la plus postérieure des deux lignes pâles. Elle peut aussi la déborder. Elle manque quand le gonflement est considérable.

Ces détails expliquent pourquoi l'aspect des coupures n'est pas toujours le même. Ils permettent aussi de comprendre pourquoi les coupures dorsales, dans l'orientation de la figure 2 A, semblent parfois se terminer un peu avant le bord latéral. En réalité elles atteignent ce bord, où passe la coupure superpleurale, mais elles ne sont plus alors indiquées que par les deux lignes pâles. La ligne accentuée a disparu, parce que la dénivellation s'est effacée et ne donne plus lieu à un contour apparent.

Rien ne s'oppose ici à l'hypothèse la plus simple sur les rapports des boucliers du notaspis avec la segmentation originelle. Les trois premiers (NA, NM_1, NM_2) sont les parties dorsales des segments C, D, E, respectivement. Le quatrième ou pygidium (PY) correspond aux parties dorsales des segments F, H et PS réunis. Les coupures doivent être appelées ar_1, ar_2 et ar_3 (fig. 2 A).

Région anale. - Ses deux segments sont l'adanal AD et l'anal AN, l'un et l'autre à quatre paires de poils. La formule dorso-anale de l'hysterosoma est par conséquent (4 — 2 — 2 — 2 — 3 — 3 — 4 — 4) de C à AN.

Les segments AD et AN sont en forte saillie, leurs sclérites occupant la pente antiaxiale suivant la disposition habituelle (**3**, p. 219, fig. A et C). J'ai mis un pointillé sur cette pente et sur le pleuraspis en face d'elle (fig. 2 B). Entre les zones pointillées, les deux bandes blanches sont les bandes de plicature ventrale (*bpv*) et anale (*bpa*), dont les pentes sont paraxiales. En avant, le sclérite adanal n'est pas franchement limité.

Cupules normales de l'hysterosoma. — Leur contour étant ici plus ou moins ovale, je désigne ces organes par cupules. Cependant, sauf à celle que j'appelle *iy*, on ne voit pas un mince canal partir du centre et traverser la cuticule. On aurait plutôt une fente courte et large, et l'aspect est celui donné par la figure 3 A. Ces cupules sont assez grandes mais peu accentuées et même extrêmement pâles sur certains individus.

Il y en a quatre, de chaque côté, sur les pleuraspis. Je les ai notées *ia*, *im*, *ip*, *ix* (fig. 3 A). Une cinquième, *iy*, est au-dessous de *ix*, hors du notogaster (fig. 2 B et 3 A).

Les notations *ix* et *iy* expriment un doute, car ces deux cupules correspondent évidemment aux trois cupules habituelles *ih*, *ips* et *iad* (**11**, p. 283, fig. 4), et l'on ne discerne pas clairement celle qui manque. Il me paraît cependant probable que *ix* et *iy* sont respectivement *ih* et *ips*, et que la cupule déficiente est *iad*. Ce serait la plus tardive, conformément à la règle. Malheureusement l'ontogénie d'*H. simplex* ne m'a rien appris sur la

question, et mon opinion n'est fondée que sur des comparaisons d'emplacements avec d'autres *Enarthronota*.

Cupules paraxiales du notaspis. — Aux cupules précédentes s'ajoute chez *H. simplex* une autre série d'organes, au nombre de cinq de chaque côté, qui se trouvent à la base des poils c_1, d_1, e_1, f_1 et h_1 et qui forment, par conséquent, une double rangée longitudinale. Sur la figure 2 A, une seule rangée est dessinée, celle de droite.

Je ne vois aucun motif pour ne pas appeler ces organes des cupules, malgré leurs emplacements singuliers, car ils ont tout à fait l'apparence et la dimension des cupules normales, et ils reproduisent même exactement l'aspect de la cupule *iy* vue dans l'orientation de la figure 2 B. Leur bord est pâle et peut passer inaperçu, tandis que le point central est net, et ce point, examiné à fort grossissement, révèle qu'il représente un fin canal, très court, évasé à son orifice externe, comme celui d'une cupule normale (1).

H. simplex nous montre donc dix cupules nouvelles. Elles sont constantes chez cet Acarien, et leur disposition métamérique et régulière ne s'accorderait pas avec l'hypothèse d'une origine secondaire. Seraient-ce des cupules primitives ayant disparu chez presque tous les Acariens actinochitineux ? Probablement car des cupules ou des fissures dorsales régulièrement disposées n'ont rien d'insolite chez les *Anactinochitinosi*. Elles sont fréquentes chez les Gamases (**7**, p. 204, fig. 2 B). Rappelons-nous aussi *Opilioacarus* et les très nombreux organes lyriformes du dos de son hysterosoma. Ces organes sont pléthotaxiques, mais leur multiplication n'a pu se faire qu'aux dépens d'une distribution primitive orthotaxique comportant des organes lyriformes dorsaux. On sait, d'autre part, que cupule, fissure ou organe lyriforme sont des noms divers pour une seule série homéotype.

Région génitale et trachées. — Les volets génitaux, ou plaques génitales, sont remarquablement grands (fig. 2 B) et pourvus chacun de sept poils. Quand ils s'ouvrent, ils donnent accès à la chambre prégénitale et à la vulve.

Dans l'orientation ventrale de l'Acarien (fig. 3 F), le contour apparent *prg* de la chambre prégénitale est complètement distinct du contour apparent *vu* de la vulve, et il est, bien entendu, au-dessus de lui. Collées aux parois de la chambre, très petites, arrondies, on trouve, en les cherchant un peu, les trois paires de verrues. Devant la première paire et derrière la troisième, partent les trachées génitales (fig. 3 F, 2 B, 3 A).

La trachée génitale antérieure *tr. a.*, de chaque côté, longe les flancs du podosoma assez près des *coxæ* des quatre pattes, puis monte verticale-

(1) Chez d'autres exemplaires, notamment ceux des localités méridionales et, mieux encore, chez ceux de l'espèce de Sainte-Lucie, le point est remplacé par deux traits parallèles courts. L'organe ressemble alors davantage aux cupules des pleuraspis qu'à la cupule *iy*. Cette variation est intéressante et renforce l'idée que les organes signalés ici sont bien des cupules.

ment, contourne la coupole pharyngienne et se termine au-dessus de cette coupole par un cæcum aplati, en spatule, qui est au voisinage de la surface prodorsale. Sur la figure 2 A, j'ai représenté à gauche cette spatule, facile à voir par transparence. Elle est projetée obliquement, de sorte que sa forme apparente est moins élargie que sur la figure 3 A.

La trachée génitale postérieure *tr. p.* est plus courte que l'antérieure. Elle monte aussi vers la surface dorsale, comme l'indique la figure 3 A. Son cæcum, qui est petit, n'est pas en spatule, ou guère.

Ces trachées ne sont pas striées transversalement. Il est facile de s'assurer qu'elles sont pleines de gaz pendant la vie de l'animal.

La vulve plissotée est représentée figure 3 F, comme on la voit à l'état de repos, sous les volets génitaux fermés. Elle porte trois groupes de petits poils (eugénitaux). Les deux groupes antérieurs, symétriques l'un de l'autre, sont composés chacun de quatre ou cinq poils. Le groupe postérieur impair ne contient que deux petits poils, symétriques l'un de l'autre. Ces trois groupes indiquent les trois lobes, séparés par les trois fentes *Fs* et (*Ft*), dont j'ai parlé à propos des *Endeostigmata* comme d'un caractère primitif (**10**, p. 35 et 36).

Je n'ai vu qu'une seule fois la vulve en extension avec le vagin non crevé. Les trois lobes sont lisses à leur extrémité distale, à la manière de *Bimichaelia* (**16**, p. 54, fig. 17 A), car le plissotement de la paroi extérieure vulvaire s'arrête, sur chaque lobe, à la région des poils eugénitaux. Les pointes désignées par *p* et *q* sur la figure précitée paraissent absentes. La fente *Ft*, de chaque côté, ne part pas dans la direction de l'axe du vagin, à la différence de *Fs* ; elle est inclinée en avant. Au maximum d'extension, l'extrémité de la vulve (ou du vagin) dépasse le bord des volets génitaux ouverts d'une longueur à peu près égale à la largeur d'un de ces volets. On ne peut pas dire qu'il y ait un ovipositeur, mais la saillie est considérable.

L'exemplaire unique qualifié de mâle page 227, sans qu'il y ait certitude à cet égard, avait son organe génital plus petit et surtout dépourvu de plissotement sur ses parois. Ses poils eugénitaux, disposés comme chez les femelles, étaient un peu plus gros. Les fentes avaient le même aspect.

La région aggénitale étroite, occupée par un grand pli longitudinal, de chaque côté, est glabre.

Région coxisternale du podosoma. — Tous les coxæ se fondent avec leur région sternale, sans limite précise. Sauf entre III et IV, des sillons transversaux profonds séparent l'une de l'autre chacune des quatre régions coxisternales, c'est-à-dire les quatre segments. Deux sillons semblables, devant I et derrière IV, limitent le podosoma. Le plus considérable de tous ces sillons, celui qui est entre II et III, correspond au passage de la zone séjugale (ventroséjugale, *vsj*) de peau molle. Cette zone rejoint la dorsale *dsj*, de sorte que l'hysterosoma n'est soudé nulle part au proterosoma. Entre III et IV, le sillon n'existe pas, sauf très latéralement. Il ne sépare que les *coxæ*.

Les poils sont disposés selon la formule (3 — 2 — 2* — 4) de I à IV, comme l'indique la figure 2 B. Pour ne pas trop charger cette figure, je ne leur ai mis des notations qu'au metapodosoma. Au propodosoma les notations seraient celles de la figure 6 A. L'astérisque, pour III, signifie qu'il y a souvent un troisième poil. Le poil *3c*, en effet, est aléatoire et sa probabilité m'a paru voisine de 0,5. Je ne l'ai dessiné qu'à droite sur la figure 2 B.

Région pleurale. — De chaque côté, à l'extrémité d'un pli oblique qui court parallèlement au bord inférieur *bng* du pleuraspis, au-dessous de ce bord, on remarque latéralement une petite apophyse aplatie (fig. 3 A, en *Te*) qui est visible aussi dans les orientations dorsale et ventrale (fig. 2 A, 2 B), où elle donne du saillant à l'épaule de l'hysterosoma.

L'apophyse *Te* n'est pas ici franchement reliée au pleuraspis. Elle est cependant homologue d'un limbe qui est une expansion évidente du pleuraspis chez d'autres *Enarthronota*.

Les épines latérocoxales (ou supracoxales) sont celles de la patte I et du palpe. Leur extrémité est très légèrement en massue.

Gnathosoma. — La mandibule *Md* est représentée partiellement sur les figures 3 C et 3 D avec ses deux poils. Du côté *para* elle porte un gros renflement à paroi mince (fig. 3 D, en *e*). La ligne pointillée *e* de la figure 3 C se rapporte à ce renflement.

La maxille *Mx* est un poil hypertrophié, courbé, élargi à son extrémité distale, non denté. Figure 3E, je l'ai représentée seule et « à plat », ce qui veut dire que ses deux extrémités sont au point simultanément et que sa largeur, en projection, est aussi grande que possible. Naturellement il faut pour cela séparer d'abord le capitulum, puis l'orienter convenablement après avoir enlevé les mandibules. La maxille n'est pas alors en vraie longueur, puisqu'elle est courbe ; elle est raccourcie par la projection. On se rend compte aussi de sa forme sur la figure 3 D, où la maxille est dessinée à gauche, partiellement. Dans l'orientation ventrale (fig. 2 B), les maxilles encadrent les lèvres.

La partie principale du dessous du capitulum, ou menton, celle qui porte les trois paires de poils *a*, *m*, *h* (fig. 2 B) a un ectosquelette d'une seule pièce, sans articulation hypostomatique. C'est la disposition primitive, celle des Acariens sans maxilles.

Les deux lèvres latérales symétriques *LL*, devant le menton et bien séparées de lui (fig. 2 B, 3 C, 3 D), portent chacune, à leur face inférieure, les trois poils adoraux habituels qui sont petits et non différenciés. Les deux postérieurs sont en ligne transversale et se voient sans aucune difficulté. L'antérieur échappe au contraire facilement à l'attention (sauf en lumière polarisée), parce qu'il est presque couché sur la surface de la lèvre (fig. 3 C).

La lèvre supérieure *LS* ou labre, très courte, est en fort retrait sur les lèvres latérales (fig. 3 C).

La figure 3 D montre la bouche, avec sa forme en T, d'après un exemplaire dont les mandibules étaient écartées l'une de l'autre. La branche horizontale du T, notablement concave, est la fente qui est sous le labre, entre celui-ci et les lèvres latérales. La branche verticale du T est la fente sagittale entre les deux lèvres latérales. Le labre est vu dans la direction de son axe. Si l'on change un peu l'orientation pour regarder selon l'axe longitudinal des lèvres latérales, on constate que ces dernières, comme le labre, sont épaisses, à paroi mince et à surface dorsale convexe. Le fond de la fente entre les deux lèvres latérales m'a paru être la petite ligne verticale que j'ai dessinée juste devant le pilier sous-pharyngien *ry* sur la figure 3 C, à moins que ce ne soit la limite antérieure de ce pilier, sur la même figure.

Le pharynx est pourvu, immédiatement derrière l'ouverture buccale, d'une pompe aspiratrice puissante dont la coupe sagittale est donnée par la figure 3 C. Le pilier sous-pharyngien *ry* qui immobilise la paroi inférieure de la chambre d'aspiration arrive à la cuticule externe un peu devant les poils *a*, à la limite entre le menton et les lèvres latérales. La paroi supérieure de la chambre est occupée par un disque *di* de chitine épaisse et colorée, au centre duquel est fixée une paire d'énormes tendons, se touchant presque, et même partiellement fusionnés comme on le voit dans l'orientation ventrale (fig. 2 B). Dans l'orientation latérale (fig. 3 C), on constate que chaque tendon est plat et d'abord plein, de forme ovale, puisqu'il se lacinie en éventail.

Les muscles correspondants, c'est-à-dire les muscles aspirateurs du pharynx, se fixent donc à un bout, par ces gros tendons, sur le disque *di*. A l'autre bout, ils adhèrent à toute la surface d'une grande voûte *vpx*, ou coupole, que l'on voit par transparence dans toutes les orientations, même si la préparation n'est pas spécialement éclaircie (fig. 3 C, 3 D, 2 B).

La coupole, à peu près hémisphérique, mais comprimée latéralement, close en haut, largement ouverte en bas, entièrement remplie par les muscles, se montre formée, une fois ceux-ci dissous dans l'acide lactique, par une lame de chitine lisse assez mince qui semble prolonger la surface dorsale du labre et qui s'attache sur les côtés à la paroi externe du proterosoma.

A partir de quelle structure normale cette remarquable coupole, si elle est bien d'origine secondaire, comme cela semble à peu près certain, s'est-elle construite ? Il faudrait naturellement, pour le savoir, étudier d'abord de plus nombreux exemples de la structure à coupole et surtout découvrir des passages, s'il y en a, à la structure ordinaire. Pour le moment, d'après un rapide examen des principaux *Enarthronota*, la coupole est exceptionnelle mais n'est pas spéciale à *Haplochthonius*. On la retrouve chez *Cosmo* et *Sphærochthonius*.

La figure 3 C suppose que les parois latérales du proterosoma ont été enlevées dans la région centrale du dessin pour laisser voir la coupole, le pharynx, la bouche et les lèvres. Ces organes sont représentés en coupe ou en projection. Les contours du proterosoma et certaines de ses parties

ont éte dessinés incomplètement. La maxille, par exemple, a été supprimée. Trois poils coxisternaux (1 *a*, 2 *a*, 1 *b*) et deux poils du menton (*h* et *a*) servent de repères.

Palpe. — Sa formule est (0 — 2 — 1 — 3 — 12) le solémidion ω non compris (fig. 3 B). On remarque la disposition coudée ou bossue de la base du fémur. Le génual est bien séparé du fémur mais n'a guère de mobilité par rapport à lui.

Le tarse a deux eupathidies que j'ai désignées par (*ul* ζ), bien qu'elles ne soient pas pseudo-symétriques. Je les attribue à une paire pour des raisons générales de priorité.

Le solénidion n'est pas facile à distinguer des poils, et l'on aurait des doutes sur lui, d'autant plus que son extrémité se voit mal, l'observation étant gênée par les autres phanères, si l'on ne pouvait observer entre nicols. La lumière polarisée distingue ω des douze poils, car il est seul isotrope.

Aux quatre premiers articles la chætotaxie est normale, mais non au dernier, puisqu'il y a trois poils de plus que d'ordinaire chez les Oribates. J'ai supposé que les poils *cm*, *acm* et *lt″* de la chætotaxie normale existent et que, des deux seuls poils franchement paraxiaux, alignés longitudinalement, le postérieur était *lt′* : l'antérieur est désigné par *a′*. Les cinq autres poils représenteraient les trois habituels *su*, (*vt*) et deux encore, qui seraient peut-être une deuxième paire ventrale alignée longitudinalement sur la première, et disjointe comme elle : mais ces homologies sont très hypothétiques. J'ai donc mis sur ces cinq poils des lettres quelconques, dans le seul but de pouvoir ensuite les désigner (fig. 3 B, *g*, *h*, *i*, *j*, *k*).

Pattes. — Les caractères morphologiques des pattes et leur chætotaxie sont donnés par les figures 4 A à 4 D. Je n'ai pas représenté les trois premiers articles de la patte II parce qu'ils reproduiraient ceux de la patte I, sauf les formes des articles, qui sont un peu moins allongées, spécialement celle du fémur. Le génual IV est semblable au génual III, et le tibia IV ne diffère du tibia III que par l'absence du solénidion.

Les formules numériques de I à IV, pour les poils des cinq articles, sont :

I (1 — 4 — 4 — 4 — 17) : II (1 — 4 — 4 — 4 — 13) ; III (2 — 3 — 2 — 3 — 12) ; IV (1 — 2 — 2 — 3 — 13) ; et pour les solénidions, aux trois derniers articles seulement, car il n'y en a jamais aux deux premiers chez les Oribates :

I (0 — 1 — 1) ; II (0 — 1 — 1) : III (0 — 1 — 0) ; IV (0 — 0 — 0).

La phanérotaxie chez *H. simplex* est donc assez clairsemée. De nombreux poils primitifs et surtout de nombreux solénidions primitifs ont disparu.

Le seul grand solénidion est ζI, c'est-à-dire celui du tibia I. Il est très long et tout à fait du type tactile, comme chez les Oribates supérieurs. A sa base existe un poil compagnon *d*, logé dans le même trou de l'ectostracum que lui, et difficile à voir sans le secours de la lumière polarisée

parce qu'il est presque toujours collé au solénidion sur toute sa longueur. Ce poil est implanté un peu derrière le solénidion, mais surtout latéralement, du côté *para* (fig. 4 F), de sorte qu'il est caché sur la figure 4 A.

Aux tibias II et III, les groupes *d*, ♀ existent aussi, mais ils diffèrent

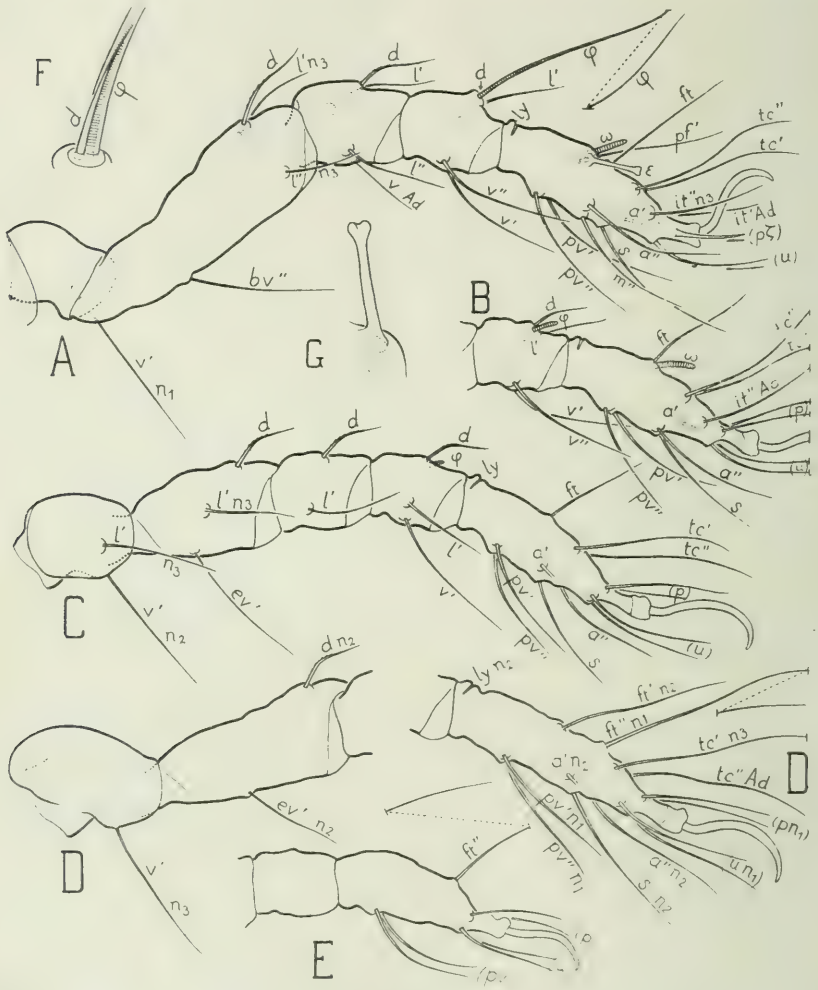


Fig. 4. — *Haplochthonius simplex* Willm. — A (× 865), patte I droite. — B (× 895), tibia et tarse II droits. — C (× 895), patte III gauche. — D (× 895), trochanter, fémur et tarse de la patte IV gauche. — E (× 920), tibia et tarse IV gauches de la protonymphe. — F (× 2060), solénidion du tibia I droit avec son poil compagnon *d*. — G (× 2060), famulus droit. — Les figures se rapportent à l'adulte, sauf E. L'orientation des pattes est latérale, sauf en F et G, où elle est dorsale ; ces deux dernières figures supposent la patte I dirigée verticalement sur le dessin, l'avant en haut.

beaucoup de celui du tibia I. Les solénidions sont baculiformes et petits, surtout à III, et les poils *d* ont une taille normale. En outre, les deux phanères ne sont pas dans le même trou. L'association est moins intime.

Au tarse I il faut signaler le grand et curieux famulus en « ossement » qui ne paraît pas être ici un organe résiduel, au moins par sa taille (fig. 4 A). Je l'ai représenté à part figure 4 G. Sa tête est un peu échancrée, et il faut corriger sur ce point mon dessin de 1941 (**14**, p. 533, fig. 1 C), où j'ai représenté cette tête avec une forme plus arrondie. En outre, je n'ai pu réussir de nouveau à voir une cavité dans la tête et un canal faisant communiquer cette cavité avec l'intérieur. La base, au contraire, est certainement pourvue d'un prolongement interne creux, en forme de cône tronqué, évasé en bas, comme l'indique la figure 4 G.

Les seules eupathidies sont les poils proraux ($p\ \zeta$) du premier tarse. Elles ressemblent beaucoup à celles du palpe.

Les notations des poils soulèvent des questions dont je dis un mot page 247. Les poils aléatoires sont signalés à propos du développement.

La griffe monodactyle, longue et peu courbée, est la même à toutes les pattes. La fissure *ly* est mise en évidence dans l'orientation latérale, parce qu'elle est au sommet d'une ride transversale assez forte (fig. 4 A à 4 D). Observée de dessus, elle traverse tout le dos du tarse, parallèlement au bord proximal.

C. — Description de la larve.

La larve diffère beaucoup de l'adulte. On le voit bien en comparant les figures 5 A, 5 B et 5 C aux figures 2 A, 2 B et 3 A, respectivement.

La région gastronotique n'est pas scléritisée, de sorte qu'il n'y a aucune trace de coupure à l'hysterosoma. La segmentation de cette partie du corps n'est indiquée que par des dépressions larges et imprécises qui séparent des rangées transversales de poils. La peau molle, occupant presque tout l'idiosoma, est finement ridée par une alternance de stries et de costules comme chez les Acariens prostigmatiques. Les seuls sclérites bien nets sont ceux du dessus du propodosoma (bouclier prodorsal) et du dessous du capitulum (sclérite du menton). Encore le premier n'est-il pas partout franchement limité (fig. 5 A et 5 C). Les lèvres de l'ouverture anale, ou paraproctes, ne semblent pas scléritisées.

Sauf à l'extrémité postérieure du corps, la chætotaxie dorsale reproduit celle de l'adulte. La principale différence porte sur l'implantation de d_2, qui est plus voisine de d_1. La formule dorso-anale de l'hysterosoma est (4 — 2 — 2 — 2 — 4 — 4), le poil inguinal *pi* (fig. 5 B) étant compté. Cette formule comprend les segments de *C* à *PS*, et le poil inguinal est attribué au segment *H*.

Les cupules de la série normale sont indiscernables. On voit au contraire sans ambiguïté, quoique avec peine, les trois premières paires de celles que j'ai désignées chez l'adulte par « paraxiales du notaspis ». Je ne les ai toutefois pas représentées sur les figures.

Dans la région ventrale du podosoma, la formule des poils est (2 — 2 — 2). L'organe de Claparède, devant le poil 2 *b*, est minuscule ; il n'est pro-

tégé par rien. Les *coxæ* ont probablement une scléritisation, mais très faible, et je n'ai pu en distinguer la limite.

Au gnathosoma le pharynx, avec sa coupole, est déjà comme chez

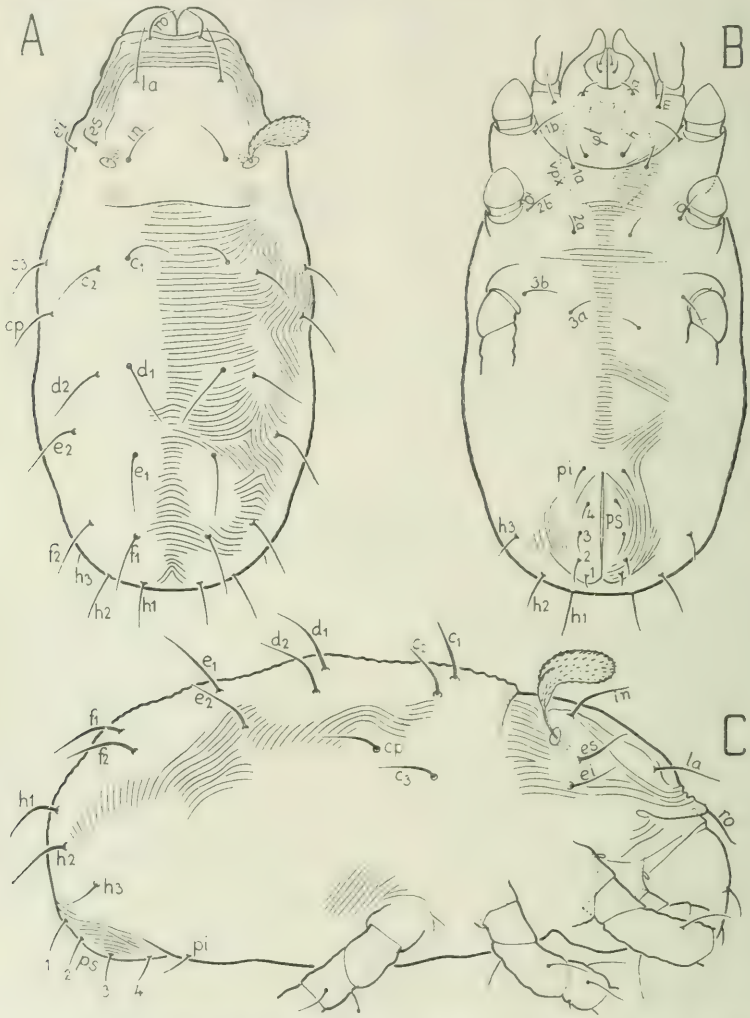


Fig. 5. — *Hapiocanthonius simplex* Willm., larve. — A (× 440), dorsale. — B (× 440), ventrale. — C (× 520), latérale.

l'adulte, et l'on retrouve les mêmes poils, sauf la paire adorale postérieure *anti*, qui manque conformément à la règle (fig. 5 B).

Les seuls changements, au palpe, concernent le poil inférieur du fémur et le poil *a'* du tarse, qui n'existent pas encore. La formule du palpe est donc (0 — 1 — 1 — 3 — 11), le solénidion non compté.

Les pattes ont les formules suivantes, pour les poils : I (0 — 2 — 3 — 4 — 15) ; II (0 — 2 — 3 — 4 — 12) ; III (0 — 2 — 2 — 3 — 12) ; et

pour les solénidions : I (0 — 1 — 1) ; II (0 — 1 — 1) ; III (0 — 1 — 0).

Le système solénidional est donc déjà au complet. Celui des poils se distingue de celui de l'adulte par les déficiences indiquées sur les figures 4 A, 4 B et 4 C. Les trois premiers articles de la patte II se comportent à cet égard comme ceux de la patte I.

Les articles des pattes ont des formes un peu plus trapues. Cela se remarque surtout aux fémurs et aux tarses. En outre, les fémurs sont plus cylindriques. Ils ne sont rétrécis que très légèrement à leur extrémité proximale.

Ces différences mises à part, on est frappé par la fixité des caractères pédieux. Chaque phanère de l'adulte, qu'il s'agisse d'une eupathidie, d'un poil spécialisé quelconque, d'un poil ordinaire ou d'un solénidion, si elle existe à la stase larvaire, occupe la même place relative qu'à la stase adulte et possède la même forme. A la patte I, par exemple, le groupe *d* ♀ est identique à celui de l'adulte, avec le solénidion tactile aussi grand, et pour représenter la famulus larvaire il faudrait refaire exactement la figure 4 G.

J'ai mesuré 9 μ et 23 μ pour les longueurs respectives du famulus et du tarse (sans l'ongle) à la stase larvaire. Le rapport du famulus au tarse est donc voisin de 0,4, ce qui est considérable. A l'adulte, d'après la figure 4 A, le même rapport est 0,25, et la longueur du famulus est également 9 μ. Ainsi le famulus est non seulement plus gros à la stase larvaire, relativement, ce qui paraît être un caractère général de cet organe, mais il ne grossit même pas du tout au cours du développement.

La griffe monodactyle ne diffère pas de celle de l'adulte.

D. — Développement.

Les trois sortes de nymphes qui s'intercalent entre la larve et l'adulte se distinguent sans difficulté. Il suffit d'examiner la région génitale (fig. 6 A, 6 D, 6 E).

Par leur peau molle et finement ridée, la segmentation très vague de leur hysterosoma, l'absence complète de boucliers gastronotiques et par conséquent de coupures, la carence du petit tectum *Te*, le manque de limbe en bordure du bouclier prodorsal, la forme générale, et bien d'autres caractères, toutes les nymphes, la troisième comme la première, ressemblent beaucoup à la larve, et non à l'adulte.

Deux segments s'ajoutent à l'extrémité postérieure du corps, l'un à la protonymphe, qui est l'adanal *AD* avec quatre paires de poils (ad_1 à ad_4), et l'autre à la deutonymphe, qui est l'anal *AN* avec également quatre paires de poils (an_1 à an_4). Les formules dorso-anales de l'hysterosoma deviennent, à la protonymphe, (4 — 2 — 2 — 2 — 3 — 3 — 4), et à partir de la deutonymphe, sans changement ultérieur, (4 — 2 — 2 — 2 — 3 — 3 — 4 — 4). Les poils ps_4 et *pi* de la larve disparaissent à la protonymphe.

Les changements d'implantation d'une stase à l'autre, pour les poils,

sont très faibles. Le poil d_2 s'écarte de d_1, mais cela n'est guère sensible qu'à partir de la deutonymphe. A la tritonymphe la situation est intermédiaire entre les extrêmes. Les rangées *h* et *ps* restent régulières aux stases nym-

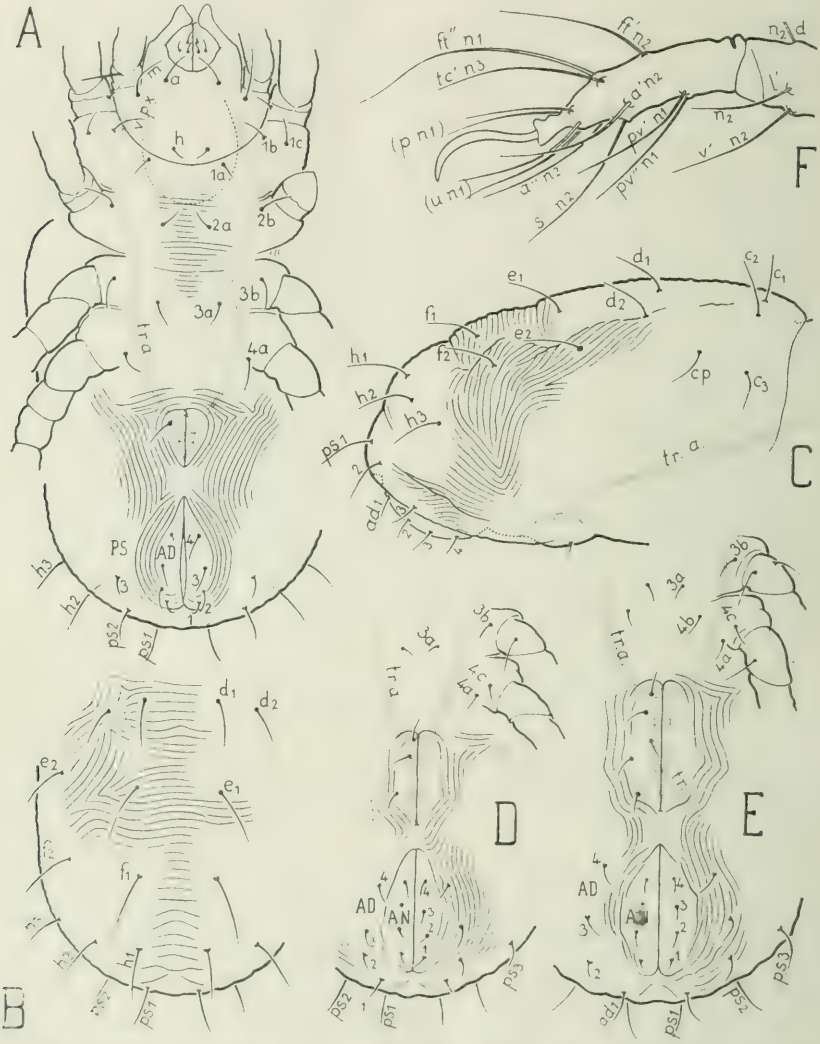


Fig. 6. — *Haplochthonius simplex* Willm., nymphes. — A (× 440), protonymphe, ventrale. — B (× 440), protonymphe, dorsale, région moyenne et postérieure de l'hysterosoma. — C (× 440), protonymphe, latérale, hysterosoma sans la région coxisternale. — D (× 365), deutonymphe, hysterosoma vu de dessous. — E (× 365), tritonymphe, *id.* — F (× 920), tibia et tarse IV droits de la tritonymphe, vus latéralement.

phales (fig. 6 C), tandis qu'à l'adulte elles le sont moins, les poils h_3 et ps_2 s'étant hissés sur le pygidium.

Les cupules de la série normale ne sont guère plus discernables qu'à la

stase larvaire. Cependant j'ai vu *ia*, sans ambiguïté, sur des tritonymphes. Celles de la série dite « paraxiale du notaspis » sont nettes, quoique très pâles. Il y en a cinq paires dès la protonymphe, aux mêmes emplacements qu'à l'adulte.

Les poils génitaux se développent suivant la formule (1 — 3 — 5 — 7), de la protonymphe à l'adulte. Je ne les ai représentés qu'à gauche sur les figures.

La trachée génitale antérieure, de chaque côté, est la plus précoce. Elle existe dès la protonymphe, aussi grande qu'à l'adulte (fig. 6 A).

La trachée génitale postérieure n'apparaît qu'à la deuto- ou à la tritonymphe. A la deutonymphe elle est rudimentaire et aléatoire. Sur neuf exemplaires, le rudiment avait la fréquence (10 : 18). Trois exemplaires le montraient à droite et à gauche, quatre seulement à droite et deux ni à droite ni à gauche. Ces chiffres sont singuliers et tendraient à faire croire à une dissymétrie raciale, mais le nombre des exemplaires observés était trop petit pour qu'on en puisse tirer une conclusion. A la tritonymphe, la trachée génitale postérieure, encore très courte, n'a plus de déficience. On distingue bien sa spatule terminale (fig. 6 E, à droite), laquelle est souvent vue sur la tranche (fig. 6 E, à gauche). Cette spatule disparaît ou s'amoindrit à l'adulte, en même temps que la trachée s'allonge beaucoup.

La chambre prégénitale, dans laquelle débouchent les trachées, s'agrandit de l'avant à l'arrière à mesure que les verrues s'y forment régulièrement. Je ne connais pour le moment pas d'autre exemple, chez les Oribates proprement dits, d'aussi petites verrues.

Dans la région coxisternale du podosoma, le développement des poils est simple. On part de la formule (2 — 2 — 2) larvaire, avec les poils 1 *a*, 1 *b*, 2 *a*, 2 *b*, 3 *a*, 3 *b* (fig. 5 B). A la protonymphe s'ajoutent 1 *c* et 4 *a* (fig. 6 A) ; la formule devient (3 — 2 — 2 — 1). Il n'y aura plus de changement au propodosoma. La deutonymphe possède en outre 4 *c* et la tritonymphe 4 *b* (fig. 6 D, 6 E), la formule devenant (3 — 2 — 2 — 2), puis (3 — 2 — 2 — 3). L'adulte fait apparaître 4 *d* et le poil aléatoire 3 *c* (fig. 2 B). Aucune homologie ne semble douteuse.

Au capitulum, le seul changement consiste dans la formation du poil antiaxial postérieur des lèvres latérales, de chaque côté, à la protonymphe.

Au palpe, le poil inférieur du fémur se montre à la deutonymphe et le dernier poil du tarse, *a'*, à la protonymphe.

Aux pattes I, II et III, les changements de chætotaxie sont donnés par les figures 4 A, 4 B, 4 C. Les phanères qui ne portent aucune indication de stase sur ces figures existent dès la larve. Sur les autres, la stase d'apparition (n_1, n_2, n_3 ou *Ad*) est écrite. A la patte II, figurée incomplètement, tout se passe comme à I pour le fémur et le génual. Le trochanter acquiert son poil à la tritonymphe.

J'ai constaté le caractère aléatoire des poils suivants, leur fréquence étant indiquée entre parenthèses : *c'* du trochanter I à la protonymphe (7 : 8) ; *c* du génual I à la tritonymphe (4 : 10) ; *it''* du tarse I à la tritonymphe (9 : 10) ; *it'* du tarse I à l'adulte (10 : 14) ; *c'* du trochanter II

à la tritonymphe (3 : 4) ; *l'* du fémur II à la tritonymphe (3 : 4) ; *it''* du tarse II à l'adulte (7 : 9) ; *it'* du tarse II à l'adulte (1 : 9) ; *v'* du trochanter III à la protonymphe (7 : 20) ; *l'* du trochanter III à la tritonymphe (6 : 10) ; *l'* du fémur III à la tritonymphe (9 : 10). Cette liste est longue et nous apprend que *H. simplex* est en pleine évolution numérique pour beaucoup de ses poils pédieux. Il fournirait un matériel favorable à l'étude des fréquences. Malheureusement il est bien petit.

A la patte IV la fissure *ly* apparaît à la deutonymphe, comme d'habitude. On remarque facilement son absence à la protonymphe (fig. 4 E), parce que la ride transversale accusée sur laquelle cet organe se trouve aux autres stases (et à toutes les stases aux pattes I, II, III) manque entièrement.

La formule des poils est (0 — 0 — 0 — 0 — 7) à la protonymphe, les sept poils du tarse (fig. 4 E) étant *ft''*, (*p*), (*u*) et (*pv*). A la deutonymphe, la chætotaxie de l'adulte est réalisée, sauf au trochanter, qui n'acquiert son poil qu'à la tritonymphe et au tarse, où manquent encore les poils tectaux. Le poil tectal *tc'* se forme à la tritonymphe. A ce moment, il est en face de *ft''* (fig. 6 F), ce dernier poil étant encore implanté assez en avant, comme aux stases antérieures. C'est à l'adulte que se forme *tc''* et que *ft''* recule un peu (fig. 4 D).

Ces changements sont indiqués sur les figures en ce qui concerne le trochanter, le fémur et le tarse. Pour avoir le comportement du génual et du tibia, il faut se reporter à la figure 4 C de la patte III et inscrire par la pensée n_2 sur chacun des cinq poils (♀ IV n'existe pas).

Le caractère aléatoire des poils suivants a été constaté à IV : *v'* du trochanter à la deutonymphe (1 : 6) : *l'* du tibia à la tritonymphe (9 : 10) ; *l'* du génual à l'adulte (9 : 10) : *v'* du génual à l'adulte (2 : 10) ; *ft'* du tarse à l'adulte (9 : 10).

E. — Remarques.

Dans ces remarques je reviens sur certains caractères d'*H. simplex*, soit pour les discuter, soit pour les examiner d'un point de vue plus général.

La scléritisation tardive. — Les caractères qui dépendent, chez *H. simplex*, de la scléritisation, c'est-à-dire les divers boucliers gastronotiques avec leurs limites quasi contiguës, donc les coupures, la carène latérale et postérieure du notogaster, le grand limbe en bordure de l'aspis, le minuscule tectum huméral devant chaque pleuraspis, etc., n'existent qu'à l'adulte. La scléritisation est donc très tardive dans l'ontogénie. Corrélativement le facies de l'adulte s'écarte beaucoup de celui des états immatures.

Il en est ainsi, en général, chez les Oribates, mais non chez les *Enarthronota*, dont les larves et les nymphes ont souvent des boucliers dor-

saux et des coupures aussi bien définis que leurs adultes (1), ce qui donne à toutes les stases un facies analogue, sinon identique.

Comparé à la plupart des autres *Enarthronota*, le genre *Haplochthonius* est exceptionnel à cet égard. Nous pouvons même le qualifier de plus primitif, puisque les boucliers et leurs coupures sont d'origine secondaire.

L'homéotypie des verrues génitales et de l'organe de Claparède. — Les Oribates ont presque toujours un organe de Claparède bien développé, de taille assez grande, quelquefois très grande ; aussi est-il intéressant de voir ici, dans un cas où cet organe est exceptionnellement petit, que les verrues génitales sont également minuscules et de même forme (fig. 5 B, 6 A, 6 D, 6 E, 2 B).

A l'approximation des dessins, car je n'ai pas fait de mensuration directe et précise, l'organe de Claparède et une quelconque verrue génitale, à une stase quelconque, ont la même taille. Ces organes ne grossissent pas chez *H. simplex*. Ils sont certainement résiduels.

La disparition du poil ps_4 au cours de l'ontogénie et la formation paraproctale des segments postlarvaires. — L'hypothèse admise dans ce travail pour la formation des segments postlarvaires est qu'un segment neuf est toujours le paraproctal, c'est-à-dire le plus postérieur, celui qui borde l'ouverture anale. Appelons cela, pour abréger, faire l'*hypothèse paraproctale*.

Posons-nous maintenant une question. La suppression du poil ps_4 à partir de la protonymphe, chez *H. simplex*, est une conséquence de l'hypothèse paraproctale, comme le montrent les figures 6 A, 6 C, 5 B, 5 C. Or nous savons que la suppression d'un poil au cours de l'ontogénie est un phénomène exceptionnel. Celle de ps_4 a-t-elle vraiment lieu ? Ne pourrait-on partir de l'idée que ce poil existe à toutes les stases et abandonner l'hypothèse paraproctale ?

Rien ne s'y oppose évidemment, et c'est même plus simple au premier abord. En effet, puisque les segments paraproctaux aux diverses stases sont tous pareils et sont tous pourvus de quatre paires de poils, il suffit de tenir ces segments pour homologues. Cependant la simplification ainsi obtenue n'est qu'apparente.

Remarquons d'abord qu'affirmer l'homologie du segment paraproctal de la larve à celui de la protonymphe (sans même supposer l'homologie des segments paraproctaux aux stases ultérieures) nous fait revenir à une ancienne manière de voir que j'ai discutée longuement déjà et qu'un examen général de la question conduit à rejeter. Je renvoie pour ce sujet à mon travail de 1939 (**11**).

En outre il faut penser au poil inguinal *pi*, qui est implanté sur le segment *H*, tout près de la ligne ventro-sagittale, comme le poil ps_4 est placé sur le segment contigu *PS* (fig. 5 B, 5 C). Nous savons que *pi* est exclusive-

(1) Les coupures des larves et des nymphes peuvent être d'un autre type que celles des adultes et placées à d'autres endroits, comme je l'ai montré chez *Eniochthonius* (**5**, p. 25, fig. 3 A à 3 C).

ment larvaire. La disparition de ps_4, si on l'admet, répète un caractère incontestable pour *pi*. Une telle répétition ne fournit pas d'argument positif en faveur de l'hypothèse paraproctale, mais il n'en fournit pas non plus en sa défaveur. Éviter au contraire la disparition de ps_4 par une hypothèse d'homologie entre des segments paraproctaux ne nous avance pas à grand'chose à l'égard de la question posée ici, puisque *pi* continue à devoir disparaître entre larve et protonymphe (1). On n'a pas réussi à « éviter » la disparition d'un poil quelconque au cours du développement.

Du reste il est clair qu'aucune hypothèse ne convient à un tel dessein chez *H. simplex*, car le nombre total des poils de la région dorso-anale, à la stase larvaire, de chaque côté, est dix-huit, le poil inguinal compris, et qu'à la stase protonymphe ce nombre est vingt, une rangée transversale nouvelle ayant apparu. A moins de faire des hypothèses fantaisistes sur des migrations de poils d'un segment à l'autre, il faudrait donc que la rangée nouvelle eût deux paires de poils, ou une seule, une autre paire de poils ayant apparu ailleurs. Or il n'y a pas de rangée, à aucune stase, qui n'ait qu'une paire de poils, et les trois rangées à deux paires de poils, c'est-à-dire les rangées *d*, *e*, *f* des figures 5 A, 5 C, 6 B, 6 C, sont présentes à la stase larvaire aussi bien qu'à la stase protonymphale.

A partir de la deutonymphe, le poil antérieur de la rangée paraproctale ne disparaît plus. Il ne se comporte donc pas comme ps_4. Pourquoi cela ? Sans doute faudrait-il introduire ici les considérations que j'ai développées dans un autre travail (**16**, p. 96 à 101) sur les poils inguinaux, l'alignement des cupules et l'emplacement virtuel de la cupule paraproctale ; mais toute vérification manquerait chez *H. simplex*, puisque les cupules, aux états immatures de cet Acarien, sont indiscernables.

Comparaison de la chætotaxie dorso-anale de l'hysterosoma avec celle de certains « Endeostigmata ». — Il est remarquable que la formule dorso-anale de la larve d'*H. simplex*, écrite plus haut, soit identique à celle de *Pachygnathus Dugesi* (= *roseus* Koch). La comparaison entre la figure 5 et celles que j'ai données en 1937 pour *Pachygnathus* (**9**, p. 135 et 137, fig. 4 et 5) montre même que les implantations ne diffèrent vraiment que sur le segment *C*, dont les poils, chez *Pachygnathus*, sont disposés selon une seule rangée transversale (2).

Avec *Pachygnathus*, la comparaison n'est malheureusement possible qu'à la stase larvaire, car la néotrichie intervient fortement dès la protonymphe.

Avec *Terpnacarus Bouvieri*, qui n'est pas néotriche, la comparaison peut être poussée plus loin. A la stase larvaire de cet Acarien (**10**, p. 61,

(1) On ne peut soutenir qu'il soit représenté par le poil génital de la protonymphe, car cette nouvelle hypothèse, très hasardée, sans argument pour elle, est contredite par certains *Endeostigmata*, *Petralycus* par exemple, chez qui *pi* persiste à la protonymphe et n'est évidemment pas implanté sur un volet génital (**16**, p. 12, fig. 7 A, où *pi* est désigné par *IV* β).

(2) Le poil *pi* de *Pachygnathus*, non désigné sur mes figures de 1937, est celui qui est devant la cupule *iop*, devenue *ih* avec la nouvelle notation. Le segment *K* s'appelle maintenant *H* (**11**, p. 283, fig. 1).

fig. 6), la formule est (4 — 2 — 2 — 3 — 4 — 4), le segment *F* (ou *III*) ayant de chaque côté un poil f_3 (ou III_3) qui n'existe plus chez *H. simplex*. A cette différence près, qui se maintient à toutes les stases, les formules de *Terpnacarus* et d'*Haplochthonius* sont identiques, non seulement à la larve, mais à la protonymphe. Chez les deux Acariens il y a suppression simultanée, à partir de la protonymphe, des poils *pi* et ps_4 (ou V_4). A la deutonymphe, une deuxième différence apparaît parce que le poil ad_4 se comporte, chez *Terpnacarus*, comme l'a fait ps_4 à la stase précédente, tandis qu'il se maintient chez *Haplochthonius*. Cette différence est intéressante. A partir de la tritonymphe, un troisième segment postlarvaire se forme chez *Terpnacarus*, et rien ne change plus chez *Haplochthonius*.

Ainsi les comparaisons révèlent qu'un même schéma chætotaxique convient, avec des variations bien plus faibles qu'on ne se serait attendu à en trouver, à des représentants authentiques de deux grands groupes d'Acariens actinochitineux, les *Prostigmata* et les Oribates. Ce n'est certainement pas un effet du hasard ni la conséquence d'une parenté directe. Il faut donc que le schéma soit fondamental, d'origine très ancienne en phylogenèse. Dans l'état de nos connaissances, il est le plus primitif que nous puissions attribuer à l'ensemble des *Actinochitinosi*.

Les comparaisons montrent aussi (je le fais remarquer une fois de plus) que le mediodorsum *MD* des *Endeostigmata* (**10**, p. 15) est le segment *C* des Oribates ou plus exactement sa partie dorsale. Derrière *C* les segments larvaires *D*, *E*, *F*, *H* et *PS*, puis les segments postlarvaires *AD* et *AN* correspondent, respectivement, aux segments numérotés de *I* à *V* chez les *Endeostigmata*, puis aux segments *VI* et *VII* (**10**, p. 54, fig. 2). Le segment *VIII* correspond au segment peranal *PA*, qui ne se forme plus que très rarement chez les Oribates (*Parhypochthonius*, *Brachychthonius*).

La quatrième paire de poils du segment *C*. — Outre les poils c_1, c_2 et c_3, de chaque côté, le notaspis antérieur d'*Haplochthonius* porte un quatrième poil que je désigne par *cp* (fig. 2 A, 3 A, 5 A, 5 C, 6 C). On retrouve ce quatrième poil à la même place chez *Cosmo-*, *Hetero-* et *Sphærochthonius*, jamais aligné sur c_1, c_2, c_3, mais toujours derrière eux et très latéral, c'est-à-dire derrière c_3. Les trois genres cités ont, comme *Haplochthonius*, des notaspis antérieurs aussi réduits que possible, ne contenant pas les poils d_1 et d_2, donc homologues du segment *C*.

Lorsque le notaspis antérieur est plus grand et contient aussi d_1 et d_2, le poil *cp* peut conserver à peu près l'implantation qu'il a chez *Haplochthonius* en restant à bonne distance devant l'alignement transversal d_1d_2. On voit cela, par exemple, chez *Brachychthonius*, où le poil *cp* est derrière c_2. Alors aucune confusion n'est possible dans les notations, et il est clair que la rangée *d* contient seulement deux paires de poils.

Malheureusement un autre cas existe, celui où le poil *cp* est implanté plus en arrière, de telle sorte qu'il semble appartenir à la rangée *d* et mériter la notation d_3. Ce cas est celui d'*Eniochthonius*, d'*Hypochthonius* et mieux encore celui d'*Eohypochthonius*. Il est reproduit chez beaucoup d'Oribates

qui ne sont pas des *Enarthronota*, chez *Lohmannia*, *Hermannia*, *Platynothrus*, par exemple, pour ne citer que quelques-uns d'entre eux. Lors de mon premier travail sur la chætotaxie du notogaster, en 1934 (**5**), j'ai attaché plus d'importance à ce dernier cas qu'aux autres, et j'ai donné à tort, au poil que j'appelle maintenant *cp*, la notation D_3 (1).

En 1939, dans mon travail sur les segments postlarvaires de l'hysterosoma, je n'ai pas corrigé cette erreur, mais j'ai exprimé mon hésitation en plaçant ce poil litigieux, sur les figures schématiques 1 à 4 (**11**, p. 283), dans le prolongement du sillon qui sépare les segments *C* et *D*, au-dessus de la cupule *ia* (2). Les notations des poils ne sont d'ailleurs pas indiquées sur les figures précitées.

Aujourd'hui il me semble qu'aucun doute ne subsiste plus à ce sujet. L'ancien poil D_3, devenu *cp*, appartient fondamentalement au segment *C*.

Le déplacement des poils h_3 et ps_2 au cours du développement. — Ce détail a été signalé déjà dans la description. Il est cependant utile d'en redire quelques mots à cause de son importance.

Un des mérites d'*H. simplex* est en effet de ne laisser aucun doute sur l'homologie des poils des rangées *h* et *ps* à la stase adulte et de nous montrer que la rangée *h*, contenue tout entière dans le pygidium à cause du déplacement vers l'avant et vers le haut de ses extrémités antiaxiales, a pris finalement une forme particulière qui la distingue de la rangée *ps*, laquelle a conservé l'allure descendante qu'elle avait aux stases immatures. C'est d'ailleurs seulement ps_3, implanté à l'adulte sur le pleuraspis, qui permet de dire que l'allure de *ps* est descendante, car ps_2 a subi un déplacement vers le haut tout à fait comparable à celui de h_3 (fig. 5 C, 6 C, 3 A).

Admettre un déplacement semblable dans d'autres cas, et même qu'il puisse être beaucoup plus accentué, permettrait de résoudre plusieurs des problèmes que pose l'homologie des poils gastronotiques latéro-postérieurs. Ainsi le problème du groupe w, x, y, z (**5**, p. 22) aurait chez *Malacoangelia remigera* (**8**, p. 238, fig. 1) la solution suivante : $w = h_1$, $y = h_2$, $z = h_3$, $x = ps_1$, les poils OP_1 et OP_2 étant ps_2 et ps_3 respectivement. La même solution vaudrait pour *Hypochthonius*, naturellement. Je reviendrai sur ce sujet, car les travaux que j'ai publiés antérieurement à 1939 sur la chætotaxie gastronotique ont besoin d'être revisés.

L'échancrure des boucliers devant les poils *e* et *f*. — Cette disposition est représentée sur la figure 2 C pour le poil f_1. Elle consiste en un golfe de peau molle qui part de la coupure ar_3 (ou de ar_2) et qui atteint la base d'un poil de la rangée *f* (ou *e*). Il atteint aussi la cupule qui se trouve

(1) J'avais cependant remarqué déja (**5**, p. 25) que le notaspis antérieur, toutes les fois qu'il est limité en arrière par la coupure appelée alors ct_1, c'est-à-dire toutes les fois qu'il ne contient pas les poils d_1 et d_2, porte toujours quatre poils de chaque côté (désignés par C_1, C_2, C_3 et D_3) et non trois.

(2) Sur la figure 3 ce poil a été oublié.

à cet endroit. Ce golfe n'est pas toujours facilement discernable, car la chitine ectostracale est presque incolore ; mais il existe probablement toujours. On le voit mieux sur les exemplaires méridionaux. Il est plus ou moins net, sur un même individu, selon les poils.

L'échancrure ainsi produite au bord antérieur du pygidium et du bouclier NM_2 est-elle primitive, relativement, c'est-à-dire nous montre-t-elle un cas de scléritisation encore incomplète ? Est-ce au contraire une étape dans l'évolution secondaire qui a conduit les poils *e* ou *f*, chez de nombreux *Enarthronota*, à être implantés dans des coupures ?

La chætotaxie des pattes. — Dans les comparaisons de stase à stase, *H. simplex* ne laisse guère de doute sur l'homologie de ses poils pédieux. Il n'en est pas ainsi au même degré si l'on se place au point de vue phylogénétique, et l'emploi de la notation générale (**12**, p. 32 à 39 ; **13**, p. 33 à 50 ; **15**, p. 40 à 53) rencontre des difficultés. La discussion de ces dernières viendra plus tard, lorsque nous aurons étudié d'autres *Enarthronota*. Les figures 4 A à 4 E indiquent les solutions adoptées ou esquivent les problèmes par des notations provisoires.

Aux fémurs et aux génuaux I-II, j'admets un basculement antiaxial de la paire *l'*, *l''*, tandis qu'aux tibias I-II le poil *l''* est supposé déficient. Le poil ventral unique des génuaux I-II est-il ′ ou ″ ? Je le désigne par *v*.

Aux tarses II et III, un des poils fastigiaux manquerait. Celui qui reste porte simplement la notation *ft*. Au tarse I, le poil appelé *pf'* est peut-être *ft'*, celui désigné par *ft* étant alors *ft''*, ou bien ce poil *pf'* est le primilatéral *pl'*. Au tarse IV, on aurait *ft''* et *ft'*. Le poil *ft''* des figures 4 E, 6 F et 4 D est plus long que tous les autres.

Les poils tectaux, larvaires à I-II-III, se formeraient tardivement à IV et l'un après l'autre, imitant ainsi le comportement des poils itéraux à I-II. Si cette manière de voir est juste, la tritonymphe a une « fausse » paire dorsale au tarse IV, formée par *tc'* et *ft''* (fig. 6 F).

La paire (*a*) serait disjointe *para* à toutes les pattes. La disjonction n'obéirait donc pas à la loi d'homologie parallèle.

(*Laboratoire de Zoologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.*)

TRAVAUX CITES

1. Berlese (A.). — Acari nuovi, 5-6 (*Redia*, t. VI, p. 199 à 234, 1910).
2. Grandjean (F.). — Observations sur les Oribates (2e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. III, p. 651 à 665, 1931).
3. Grandjean (F.). — Observations sur les Oribates (4e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. V, p. 215 à 222, 1933).
4. Grandjean (F.). — Oribates de l'Afrique du Nord (2e série) (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, t. XXV, p. 235 à 252, 1934).
5. Grandjean (F.). — La notation des poils gastronotiques et des poils dorsaux du propodosoma chez les Oribates (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LIX, p. 12 à 45, 1934).
6. Grandjean (F.). — Observations sur les Oribates (6e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. VI, p. 353 à 360, 1934).
7. Grandjean (F.). — Observations sur les Acariens (2e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. VII, p. 201 à 208, 1935).
8. Grandjean (F.). — Observations sur les Oribates (8e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. VII, p. 237 à 244, 1935).
9. Grandjean (F.). — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch), 3e partie (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. IX, p. 134 à 138, 1937).
10. Grandjean (F.). — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des *Endeostigmata* (*Ann. Sc. Nat., Zoologie*, 11e série, t. II, p. 1 à 122, 1939).
11. Grandjean (F.). — Les segments postlarvaires de l'hysterosoma chez les Oribates (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LXIV, p. 273 à 284, 1939).
12. Grandjean (F.). — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates, 2e partie (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LXV, p. 32 à 44, 1940).
13. Grandjean (F.). — La chætotaxie comparée des pattes chez les Oribates (1re série) (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LXVI, p. 33 à 50, 1941).
14. Grandjean (F.). — Observations sur les Acariens (6e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. XIII, p. 532 à 539, 1941).
15. Grandjean (F.). — La chætotaxie comparée des pattes chez les Oribates (2e série) (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LXVII, p. 40 à 53, 1942).
16. Grandjean (F.). — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des *Endeostigmata* (2e série) (*Ann. Sc. Nat., Zoologie*, 11e série, t. IV et V ; 1re partie, t. IV, p. 85 à 135, 1942 [1943], et 2e partie, t. V, p. 1 à 59, 1943 [1945]).
17. Jacot (A. P.). — More primitive moss-mites of North Carolina, III (*Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, t. LIV, p. 127 à 137, 1938).
18. Willmann (C.). — Neue und bemerkenswerte Oribatiden aus der Sammlung Oudemans (*Abh. Nat. Ver. Bremen*, t. XXVIII, p. 1 à 12, 1930).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME VIII

Morphologie externe du cerveau des Singes platyrhiniens, par Jean Anthony 1

Isopodes terrestres récoltés par M. le professeur P. Rémy au cours de ses voyages dans les régions balkaniques, par A. Vandel (Toulouse). 151

Un essai de bionomie quantitative, par Maxime Lamotte..... 195

Les *Enarthronota* (Acariens). Première série, par F. Grandjean ... 213

Imp. CRÉTÉ, Corbeil (S.-et-O.).
5550-4-47 — C. O. L. 31-1631.
Dépôt légal : 2e trimestre 1947.

QH
3
A62
sér.11
t.6-8

Zoology

CA

Annales des sciences
naturelles. Zoologie
[illegible] animale

ences Naturelles S. 11

BORROWER	ADDRESS OR PHONE
Hurd	[illegible]
Hurd	[illegible]
Hurd	[illegible]

UTL AT DOWNSVIEW
D RANGE BAY SHLF POS ITEM C
39 11 05 10 14 008 2